Aula 8

REPTILIA

META
A presente aula tem por meta caracterizar os grupos de répteis viventes.

OBJETIVOS
Ao final desta aula, o aluno deverá:
reconhecer as principais características dos répteis viventes, Testudines (tartarugas marinhas, de água doce e terrestres), Rhynchocephalia (tuataras), Squamatas (lagartos, serpentes e cobras-de-duas-cabeças) e Crocodylia (jacarés, crocodilos, gaviais e aligátores).

PRÉ-REQUISITOS
Conhecer as principais hipóteses sobre a origem dos Tetrapoda e as características anatômicas gerais dos répteis vistas na disciplina Anatomia Comparada dos Cordados.

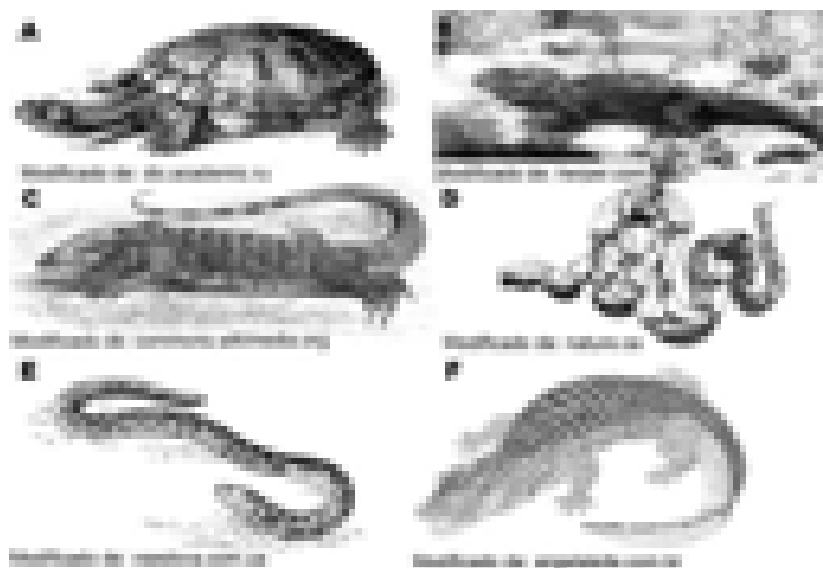
INTRODUÇÃO

A classe Reptilia inclui os primeiros vertebrados totalmente terrestres. Surgiram, a partir de ancestrais anfíbios, há cerca de 340 milhões de anos. O nome réptil vem do latim reptare, rastejar, fazendo alusão à característica mais comum do grupo que é a sua forma de locomoção, roçando o ventre no solo. O comportamento de rastejar deve-se principalmente à disposição dos seus membros locomotores que ficam situados no mesmo plano do corpo.

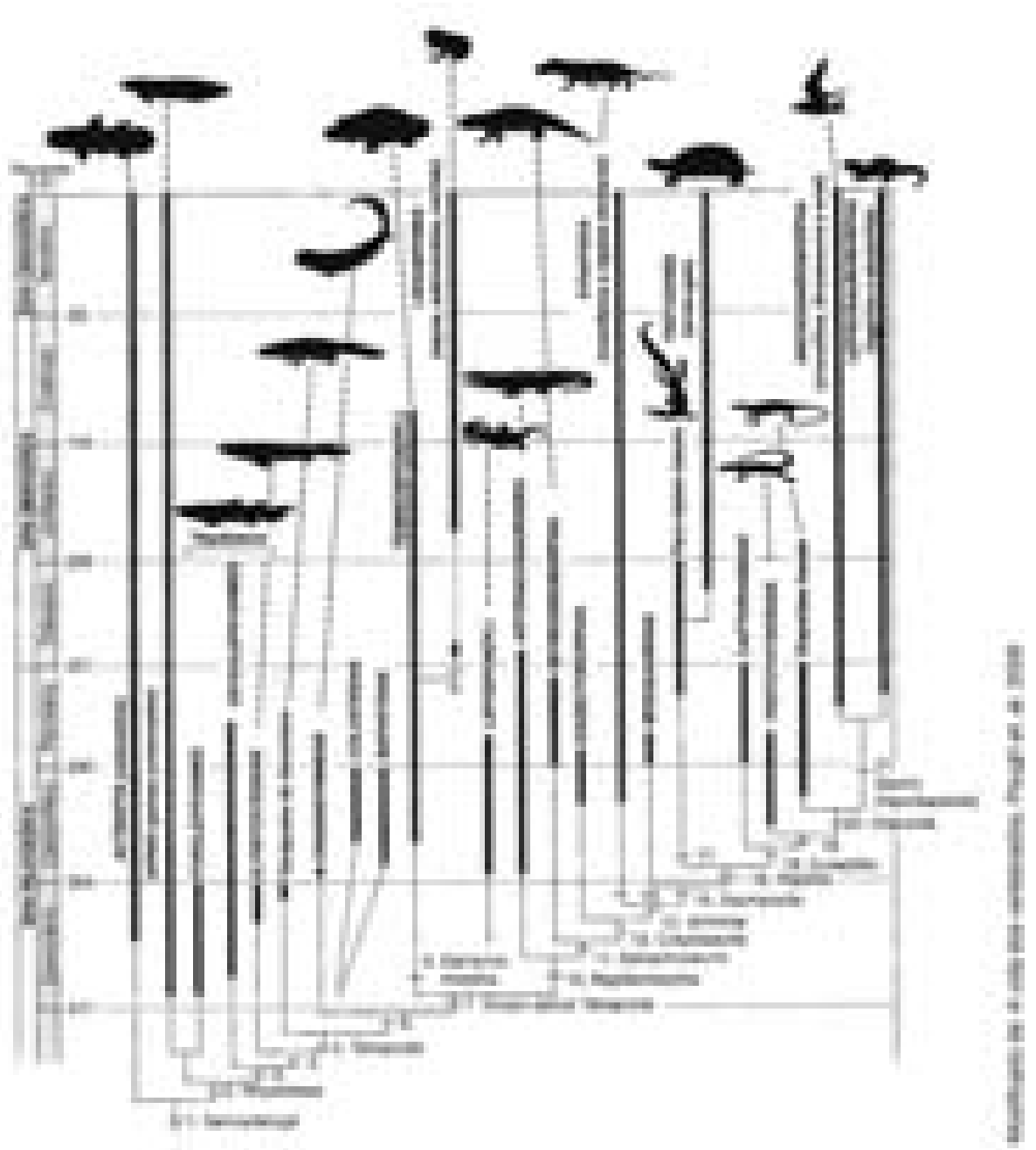
Os répteis são ectotérmicos, organismos dependentes de fontes externas para regulação de sua temperatura, e possuem ovos do tipo amnióticos, com quatro anexos embrionários (córion, saco vitelínico, alantóide e âmnio). Seu tegumento é queratinizado, bem adaptado a ambientes mais secos, podendo ser providos de escamas, placas dérmicas e/ou mesmo de carapaças.

Reptilia é considerado um grupo parafilético por duas razões: primeiro por excluir as aves, seus descendentes diretos, e segundo por incluir as linhagens de Synapsida, mas excluir seus parentes mais próximos, os Mammalia. Nesta classe é possível encontrar espécies cujos crânios não apresentam aberturas temporais, sendo classificados como anápsidos (quelônios), e outras com duas fenestras, neste caso ditos diápsidos (demais répteis).

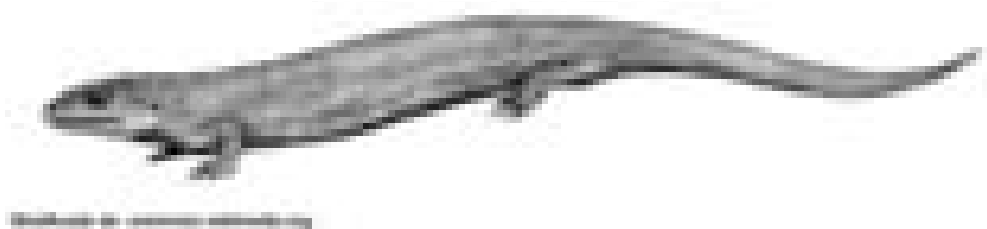
Os Diapsida são divididos em dois grupos aparentemente monofiléticos: Archosauromorpha e Lepidosauromorpha. No primeiro estão as Aves e seus parentes vivos mais próximos (os Crocodylia), além dos grandes grupos de dinossauros: no segundo, os demais répteis atuais.

A classe Reptilia é representada hoje por quatro ordens, sendo elas: Testudines, que inclui todas as tartarugas (terrestres, lacustres e marinhas), Rhyncocephalia, as duas espécies de tuatara, Squamata, todas as serpentes, cobras-de-duas-cabeças e lagartos, e Crocodylia, os jacarés, crocodilos, aligátores e o gavial.

Alguns representantes de Reptilia: Testudines (A), Sphenodontidae (B), Lacertilia (C), Serpentes (D), Amphisbaena (E) e Crocodylia (F).

REPTILOMORPHA

A segunda divisão de Tetrapoda que iremos estudar corresponde aos Reptilomorpha, linhagem que contém organismos tanto anamniotas (Anthracosauroidea, Seymouriomorphia e Diadectomorphia), quanto amniotas (Synapsida, Mesosauridae, Testudines, Captorhiniidae, Protothyridiidae, Archosauromorpha e Lepidosauromorpha). Porém, desta aula em diante, será dada maior ênfase aos representantes Amniota.

Filogenia de Sarcopterygii.

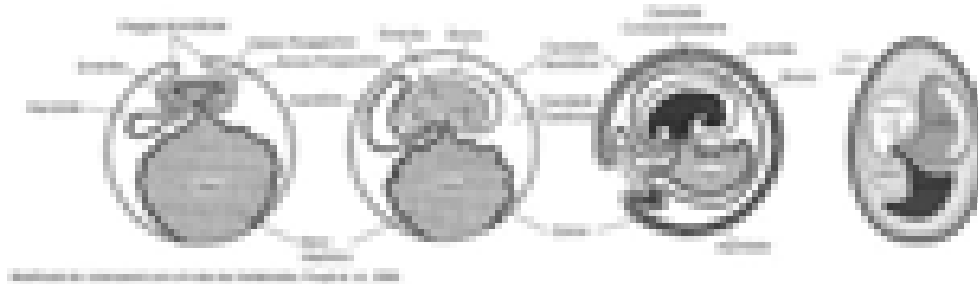
AMNIOTA

Os amniotas são tetrápodes mais derivados do que os anfíbios e representam a maioria das espécies viventes. O termo Amniota é utilizado para designar todos os organismos que possuem ovos amnióticos. Os amniotas mais antigos – ou "quase amniotas" (e.g. *Casimeria, Westlothiana*) – datam do início do Carbonífero e eram animais pequenos e mais terrestres do que outros tetrápodes iniciais. Como já comentado em aula anterior, a grande diversificação dos insetos no Carbonífero Superior pode ter sido o fator chave que permitiu a radiação dos tetrápodes. É possível que, neste período, pela primeira vez na história evolutiva o suprimento de comida era adequado para suprir a fauna diversa de predadores vertebrados terrestres.

Westlothiana sp.

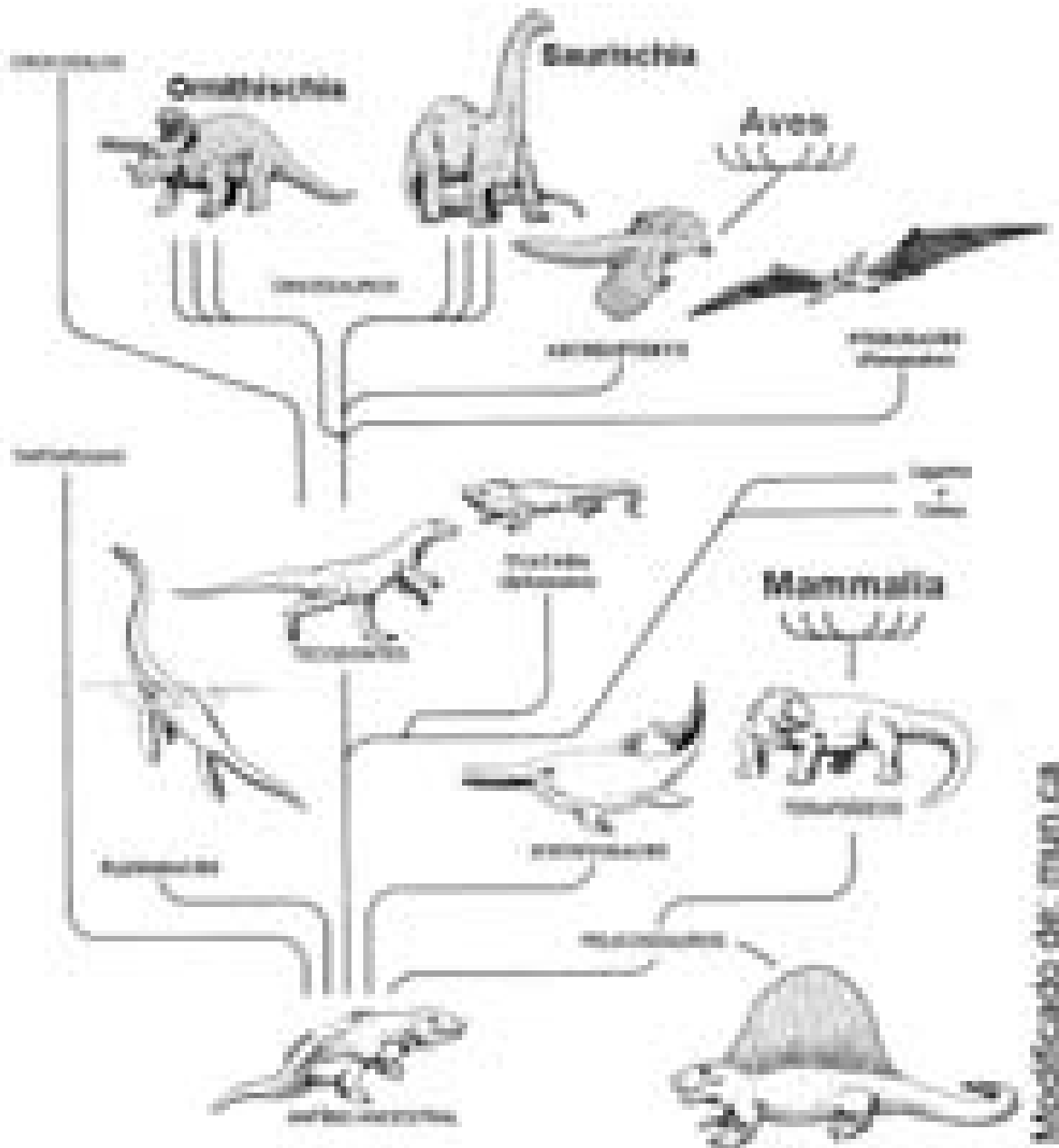
A permeabilidade do tegumento é bem variada entre os tetrápodes, com os amniotas apresentando a pele mais espessa do que os anfíbios e a epiderme queratinizada. A presença de lipídios no tegumento é, provavelmente, o que mais contribui para a impermeabilização do tegumento dos amniotas. Uma variedade maior de derivados tegumentares (e.g. escamas, pêlos e penas) está presente neste grupo quando comparado aos anfíbios. Somados a isso, a ventilação dos pulmões dos amniotas passa a ser auxiliada pelos movimentos das costelas, reduzindo a necessidade de um tegumento úmido, uma vez que as trocas gasosas não são mais realizadas neste local, com raras exceções.

Com relação ao ovo amniótico, este pode ter casca flexível com aspecto coriáceo (e.g. muitos lagartos, serpentes, tartarugas e mamíferos monotremados), ou calcificada e rígida (e.g. outros lagartos, crocodilianos e aves). A casca fornece proteção mecânica e é também porosa, o que permite o movimento dos gases respiratórios e de vapor de água. Uma proteção extra contra choques mecânicos é dada pela albumina (clara), que é também fonte de água e de proteína para o embrião em desenvolvimento. A reserva de energia, presente no ovo, para o organismo está presente no vitelo (gema).

Todos os vertebrados possuem uma membrana extra-embrionária circundando o vitelo, o saco vitelínico. Porém nos amniotas encontramos mais três membranas adicionais – o córion, o âmnio e o alantóide. O âm-

nion envolve uma cavidade preenchida por fluido, dentro do qual flutua o embrião em desenvolvimento. O alantóide funciona como uma superfície respiratória e local de armazenamento de excretas nitrogenados. Já o córion, reveste as demais membranas e permite que o oxigênio e o dióxido de carbono passem livremente.

Estrutura do ovo amniótico.

REPTILIA – FILOGENIA

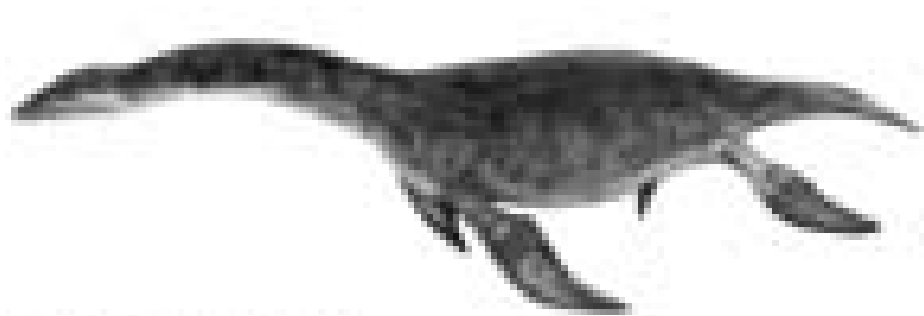
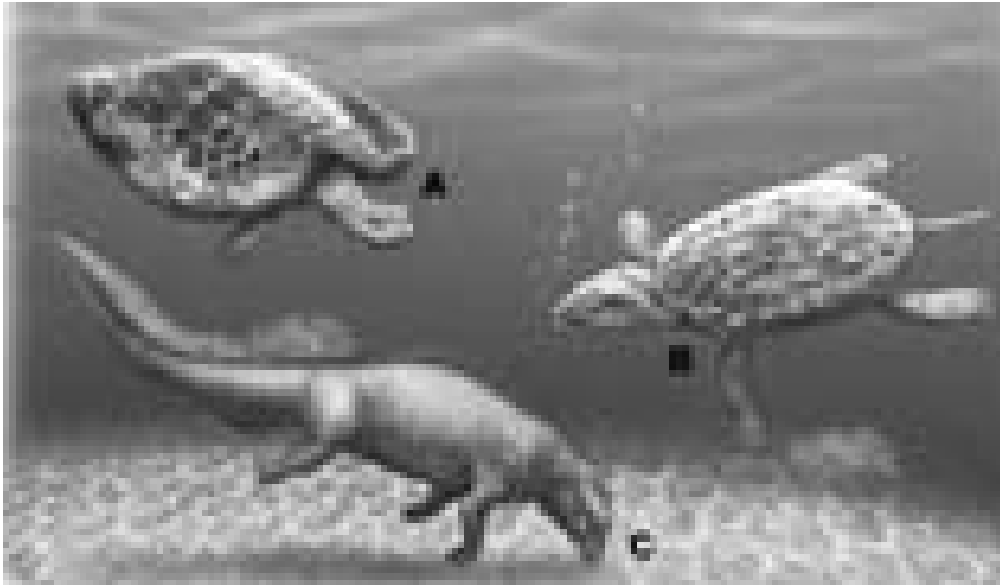
A Classe Reptilia compreende todos os tetrápodes com escamas, descendentes dos Cotylosauria do Carbonífero. Estão incluídos na classe os Testudines (tartarugas), Lepidosauria, que compreende dois grupos, Rhyncocephalia (tuatara) e Squamata (lagartos, serpentes e cobras-de-duas-cabeças), e um dos grupos de Archosauria, os Crocodylia. Archosauria inclui também os Dinosauria (os extintos Ornithischia e Saurischia e as atuais Aves) e os Pterosauria. Formas aquáticas fazem também parte de Reptilia como os Ichthyosauria e Plesiosauria. Outro grupo que não deve ser deixado de lado na filogenia dos Reptilia é o dos primeiros Synapsida (Pelicosauria e Therapsida), que deu origem aos atuais mamíferos e será tratado na última aula quando estudaremos a classe Mammalia. Assim, Reptilia é considerado um grupo parafilético, por excluir as aves, seus descendentes diretos, e também porque incluir as linhagens de Synapsida, mas deixar de fora seus parentes mais próximos, os Mammalia.

Filogenia de Reptilia.

FRENESTRAÇÃO TEMPORAL

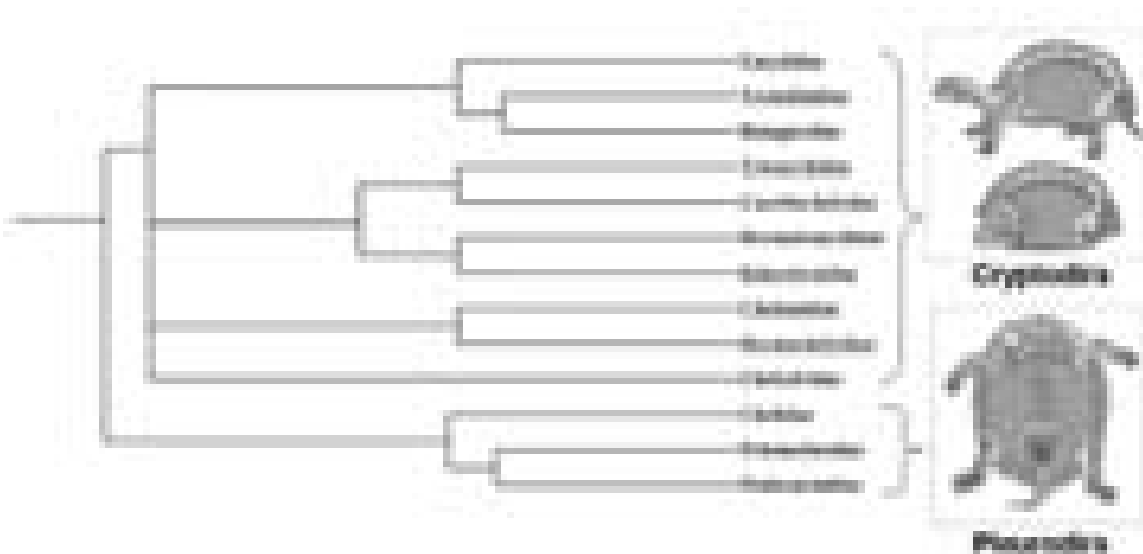
Antes de continuarmos vamos recordar algumas informações que vimos em Anatomia Comparada dos Cordados. Se você se lembra, quando estudamos crânio, foi dito que os amniotas se dividem em três linhagens baseadas no número de aberturas na cabeça, as fenestras temporais. Essas linhagens são: Anapsida (Gr. an = sem e apsid = junção), observado nos amniotas primitivos e nas tartarugas, Synapsida (arco único, Gr. syn = junto), presente em mamíferos e em seus ancestrais, Diapsida (arco duplo, Gr. di = dois), observado em outros répteis e nas aves. Essas aberturas fornecem espaço para acomodação de músculos.

Filogenia de Tetrapoda e seus respectivos crânios.

Alguns répteis marinhos (Ichthyosauria, Plesiosauria e Placodontia) adquiriram também uma forma derivada de crânio, conhecida como euriápsida (fossa temporal superior). Porém sua real posição na filogenia dos répteis ainda é incerta, sendo atualmente colocados entre o Diapsida Lepidosauromorpha.

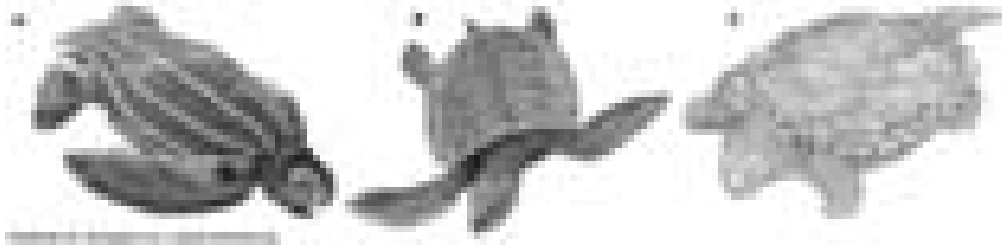
Representante de Ichthyosauria.

Representante de Plesiosauria.

Representantes de Placodontia: *Henodus* (A), *Placodus* (B) e *Placochelys* (C).

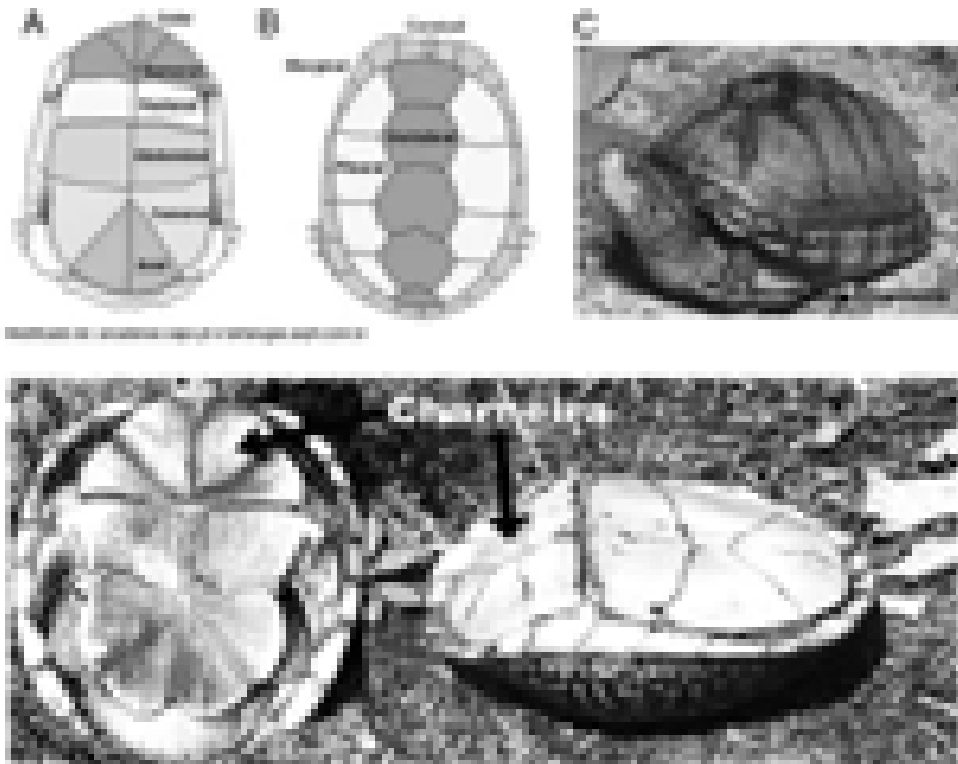
TESTUDINES

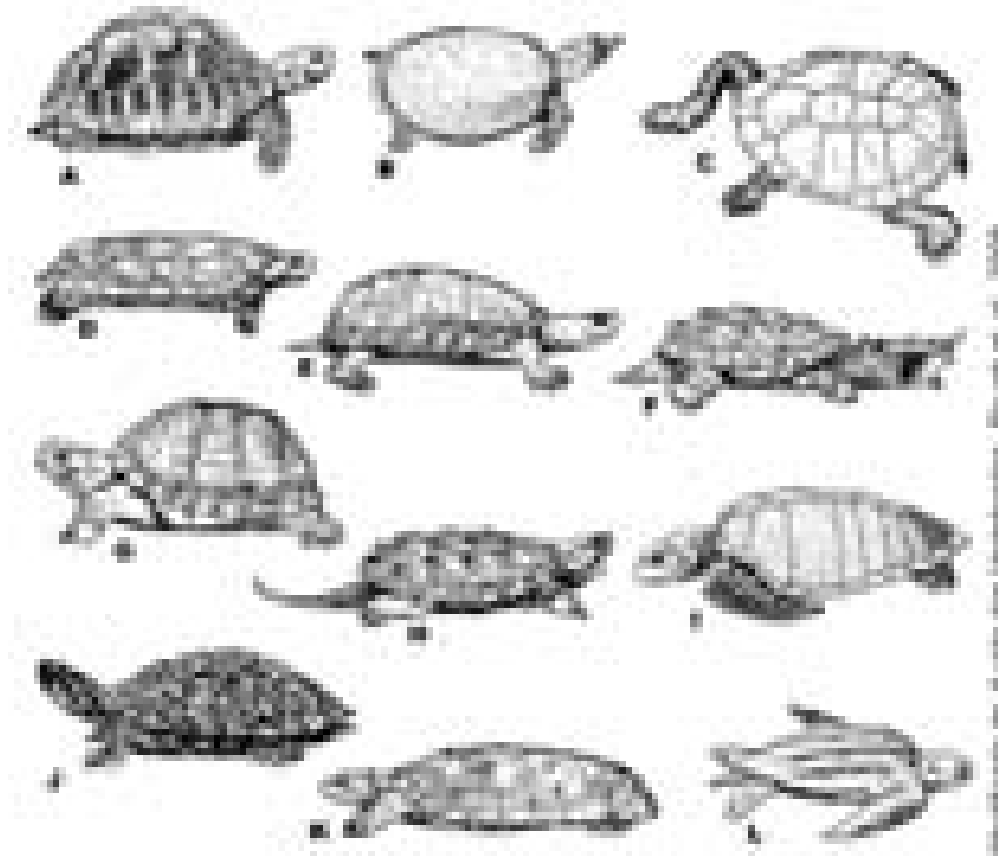
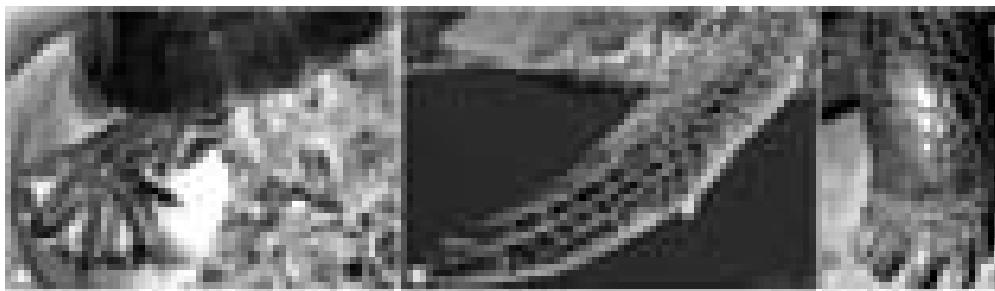
Os Testudines são representados pelas tartarugas terrestres, dulcícolas (lacustres) e marinhas. Estes animais estão divididos em duas sub-ordens, Cryptodira (Gr. crypto = escondito, dire = pescoço), espécies que retraem o pescoço para dentro do casco, curvando-o na forma de um "S" vertical, e Pleurodira (Gr. pleuro = lado), retraem a cabeça curvando o pescoço lateralmente. Atualmente são representados por 13 famílias, 90 gêneros e 313 espécies. As afinidades filogenéticas não são completamente conhecidas, mas provavelmente os Testudines se originaram dentre os amniotas primitivos do Carbonífero Superior.

Filogenia de Testudines.

Estão distribuídos por todo o planeta, sendo os Cryptodira encontrados atualmente na maior parte do Hemisfério Norte, e existem formas aquáticas e terrestres na America do Sul, e terrestres, na África. O grupo está ausente na Austrália. Já os Pleurodira são observados apenas no Hemisfério Sul, embora tivessem distribuição mundial durante o Mesozóico Superior e o Cenozóico Inferior.

Distribuição das espécies marinhas (cinza escuro) e continentais (preto) de Testudines.

A tartaruga mais antiga conhecida pertence ao gênero *Proganochelys*, que tinha quase um metro de comprimento e viveu a mais ou menos há 220 milhões de anos atrás, durante o Triássico Superior, nos pântanos europeus. O auge dos Testudines ocorreu no Cretáceo e, nesse período, os representantes tornaram-se enormes como o gênero *Achelon* atingindo um pouco mais de quatro metros de comprimento. Atualmente a maior espécie vivente, *Dermochaelys coriacea*, possui em torno de dois metros de comprimento, 1,5 m de largura e aproximadamente 700 kg.

Dermochaelys (A), Achelon (B) e Proganochelys (C).

Reconhecer uma tartaruga, independente de seu hábito (terrestre, marinho ou dulcícola), é relativamente fácil. A presença de uma carapaça é característica marcante do grupo e chave do seu sucesso. A parte ventral do casco é conhecida como plastrão, estrutura normalmente rígida, mas que pode ser flexível em algumas espécies (e.g. *Terrapene carolina, Kinosternon scorpiodes*). A junção que permite esta flexão é conhecida como charneira, e é responsável pelo fechamento das aberturas do casco, nas espécies que as possuem. A presença de um casco limitou também a diversidade do grupo, não sendo possível, por exemplo, encontrar tartarugas voadoras ou planadoras, e mesmo o hábito arborícola é pouco difundido. A carapaça é formada por ossos dérmicos recobertos por escudos córneos de origem epidérmica que não coincidem, em número e posição, com os ossos subjacentes.

Estrutura do casco de um Testudine: plastrão (A), carapaça (B) e charneira (C).

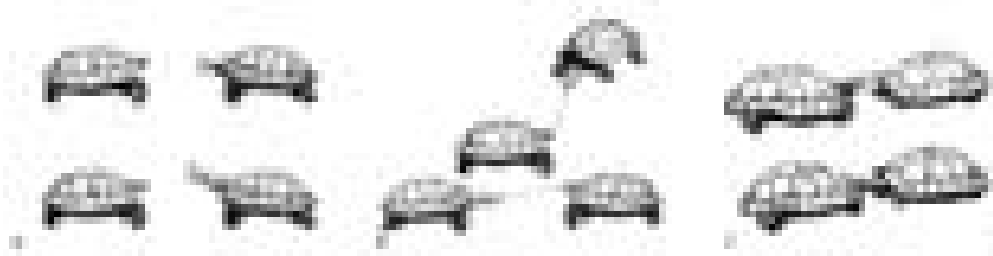
A forma do casco e dos membros das tartarugas diz muito sobre sua ecologia: as formas terrestres, por exemplo, possuem normalmente altas cúpulas e pés similares aos dos elefantes. As tartarugas aquáticas, dulcícolas ou marinhas, possuem achatamento dorso-ventral da carapaça, o que facilita o deslocamento na água. Membranas interdigitais estão presentes nas espécies de água doce, e membros dianteiros modificados em remos são observados nas espécies marinhas. É claro que essas características constituem um padrão geral, e exceções também estão presentes no grupo.

Alguns representantes de Testudines: jabuti, *Testudo* (A), tartaruga-de-casco-mole, *Aplone* (B), tartaruga-de-pescoço-de-cobra, *Chelodina* (C), jabuti-panqueca, *Malacochersus* (D), tartaruga-do-lodo, Kinosternon (E), mata-matá, *Chelus* (F), jabuti-caixa terrestre, Terrapene (G), tartaruga-mordedora, Macroclemys (H), tartaruga-marinha-comum, *Caretta* (I), tartaruga lacustre, *Trachemys*, (J), tartaruga lacustre africana, *Pelusios* (K), tartaruga-de-couro, *Dermochelys* (L).

Morfologia dos membros locomotores dos Testudines: hábitos dulcícola (A), marinho (B) e terrestre (C).

Os quelônios em geral são de vida longa, porém a longevidade é proporcional ao tamanho dos organismos. Espécies de pequeno porte podem viver até pouco mais de 14 anos, já as de maior porte vivem tanto quanto um ser humano. Estimativas de séculos para jabutis são exageradas. A maturidade sexual também ocorre por volta dos oito anos de idade, mas é variável entre as espécies.

Os Testudines bem como outros répteis são ectotérmicos, obtendo o calor necessário às suas atividades diárias do meio que os cerca. É relativamente comum ver tartarugas lacustres se aquecendo ao sol sobre troncos ou rochas próximos a corpos d'água, ou mesmo espécies terrestres revezando entre o sol e a sombra. A elevação da temperatura corpórea pode acelerar a digestão, o crescimento e a produção de ovos, além de auxiliar na retirada de ectoparasitas como sanguessugas. A exposição do animal ao sol promove também a ativação da vitamina D, que regula os depósitos de cálcio nos ossos e casco.

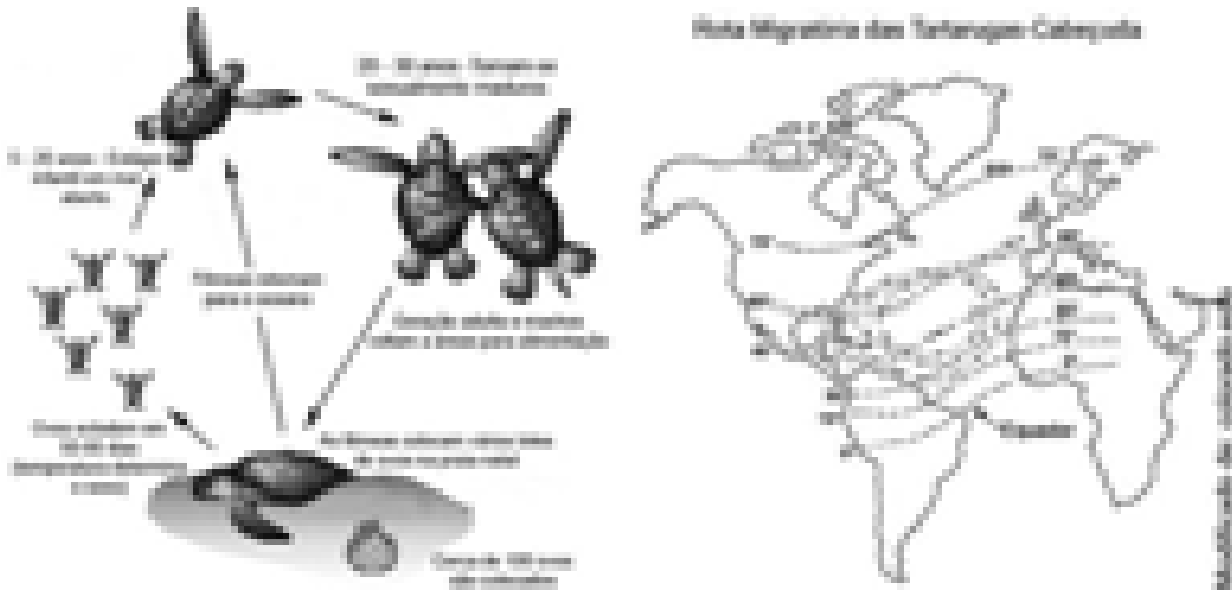
Tartaruga termorregulando ao Sol.

Nas interações sociais, os quelônios utilizam sinais táteis, visuais e olfativos. Os machos de tartarugas lacustres, durante a estação de acasalamento, nadam em busca de suas parceiras, identificando-as provavelmente pelos padrões de cores dos membros posteriores. Tartarugas terrestres vocalizam durante a corte. Alguns jabutis possuem glândulas de feromônios, cujas secreções identificam tanto a espécie, quanto o sexo do organismo. Sinais

táteis adotados por jabutis podem incluir mordidas, empurrões e golpes. Movimentos da cabeça podem ser utilizados como sinais sociais para jabutis; elevar a cabeça, por exemplo, pode ser indicativo de dominância para algumas espécies.

Alguns comportamentos desenvolvidos por *Manouria emys* durante suas interações sociais.

Todos os quelônios são ovíparos, e nenhum exibe cuidado parental para com os filhotes. O número de ovos varia entre as espécies, com as menores pondo de quatro a cinco ovos e, as maiores, chegando a mais de 100 ovos que eclodem entre 40 e 60 dias. A cópula das espécies aquáticas ocorre dentro da água. As fêmeas utilizam os membros posteriores para escavar seus ninhos no solo ou na areia. Variáveis como temperatura, umidade e concentrações de oxigênio e dióxido de carbono influenciam no desenvolvimento embrionário. Temperaturas excessivamente altas podem, inclusive, ser letais aos embriões em desenvolvimento.

A determinação do sexo temperatura-dependente, amplamente difundido entre os quelônios, parece ser universal nos crocodilianos e é conhecida nos tuataras e em algumas poucas espécies de lagartos. O efeito da temperatura na determinação do sexo está associado ao dimorfismo sexual no tamanho dos adultos – altas temperaturas de incubação geram o sexo de maior porte que, no caso dos quelônios, geralmente é a fêmea. Nos outros répteis "temperatura-dependentes", os machos é que são gerados por temperaturas mais elevadas.

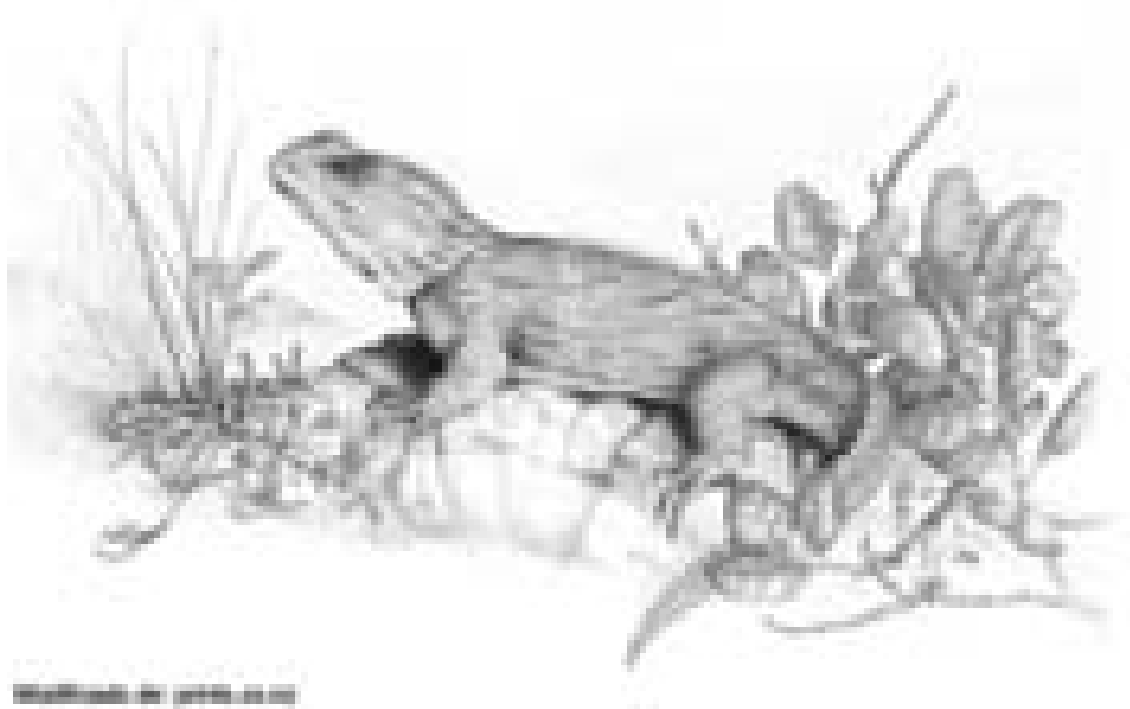
Tartarugas terrestres e lacustres se orientam por sinais locais e pelo sol para encontrar seus sítios de forrageio, repouso, termorregulação e de nidificação. Já as tartarugas marinhas enfrentam grandes dificuldades, tanto pelo mar aberto não possuir sinais conspícuos, como pelas áreas de alimentação e nidificação estarem separadas, geralmente, por centenas ou milhares de quilômetros. Esses animais utilizam uma variedade de estímulos para se orientarem como informações quimiosensoriais, direção das correntes marítimas, magnetismo e luz.

Ciclo reprodutivo de tartaruga cabeçuda (Caretta caretta).

LEPIDOSAURIA

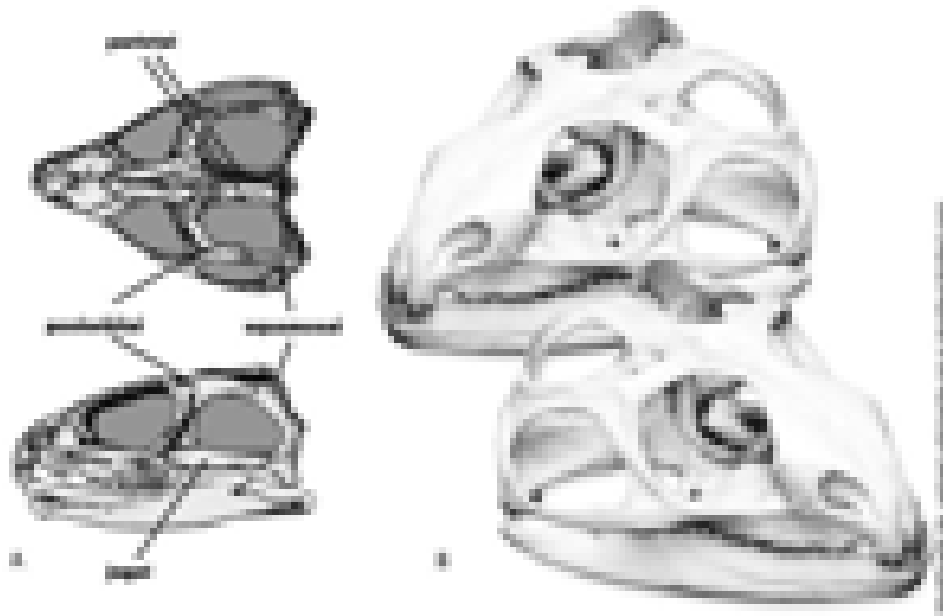
Os Lepidosauria compõem o maior grupo da classe Reptilia, representado por mais de 4.800 espécies de lagartos e 2.900 de serpentes, além das duas espécies de tuatara. São tetrápodes predominantemente terrestres, com algumas formas secundariamente aquáticas. O tegumento dos Lepidosauria é recoberto por escamas e é relativamente impermeável à água, com trocas periódicas da camada mais externa da epiderme. Os Lepidosauria apresentam normalmente quatro membros, mas a redução ou completa perda dos membros é comum a vários representantes do grupo (e.g. serpentes, lagartos ápodos, cobras-de-duas-cabeças). A fenda cloacal dos Lepidosauria é transversal, diferente do padrão longitudinal dos demais tetrápodes. Lepidosauria é também o grupo irmão dos Archosauria (crocodilianos e aves).

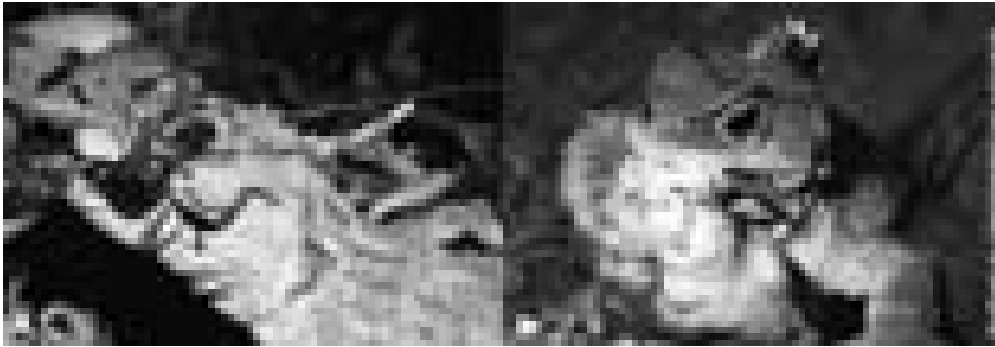
Representantes de Lepidosauria: tuatara (A), lagarto (B) e Serpente (C).

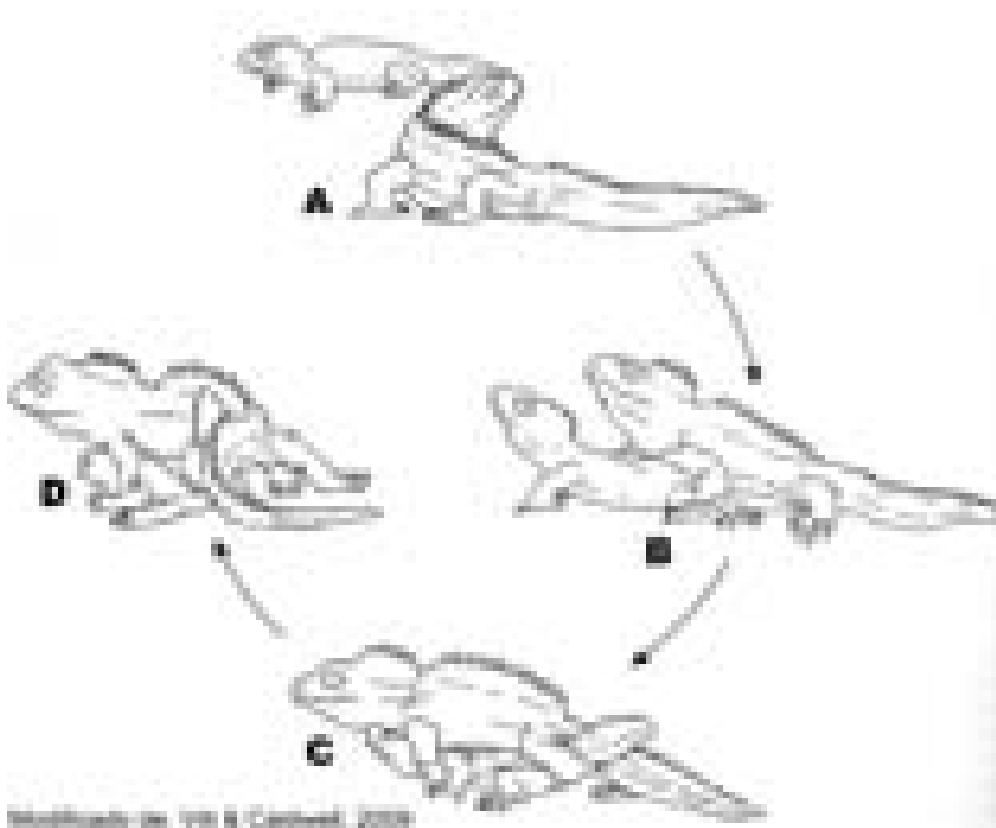
SPHENODONTIDAE OU RHYNCHOCEPHALIA

Os Sphenodontide são representados hoje por duas espécies de tuatara (*Sphenodon punctata* e *S. guenteri*) restritos a mais ou menos 30 ilhas da costa da Nova Zelândia. O grupo já foi bem diversificado durante a Era Mesozóica, com formas marinhas, arborícolas e terrestres de hábitos tanto insetívoros, quanto herbívoros. O termo tuatara é derivado da língua Maori e quer dizer "espinhos nas costas" e não possui "s" no plural. Os Sphenodontidae são o grupo irmão de lagartos e serpentes.

Sphenodon punctata.

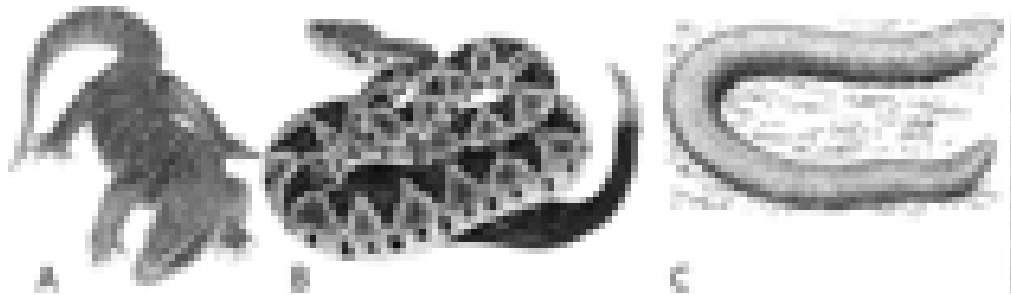
Distribuição atual de Sphenodontidae.

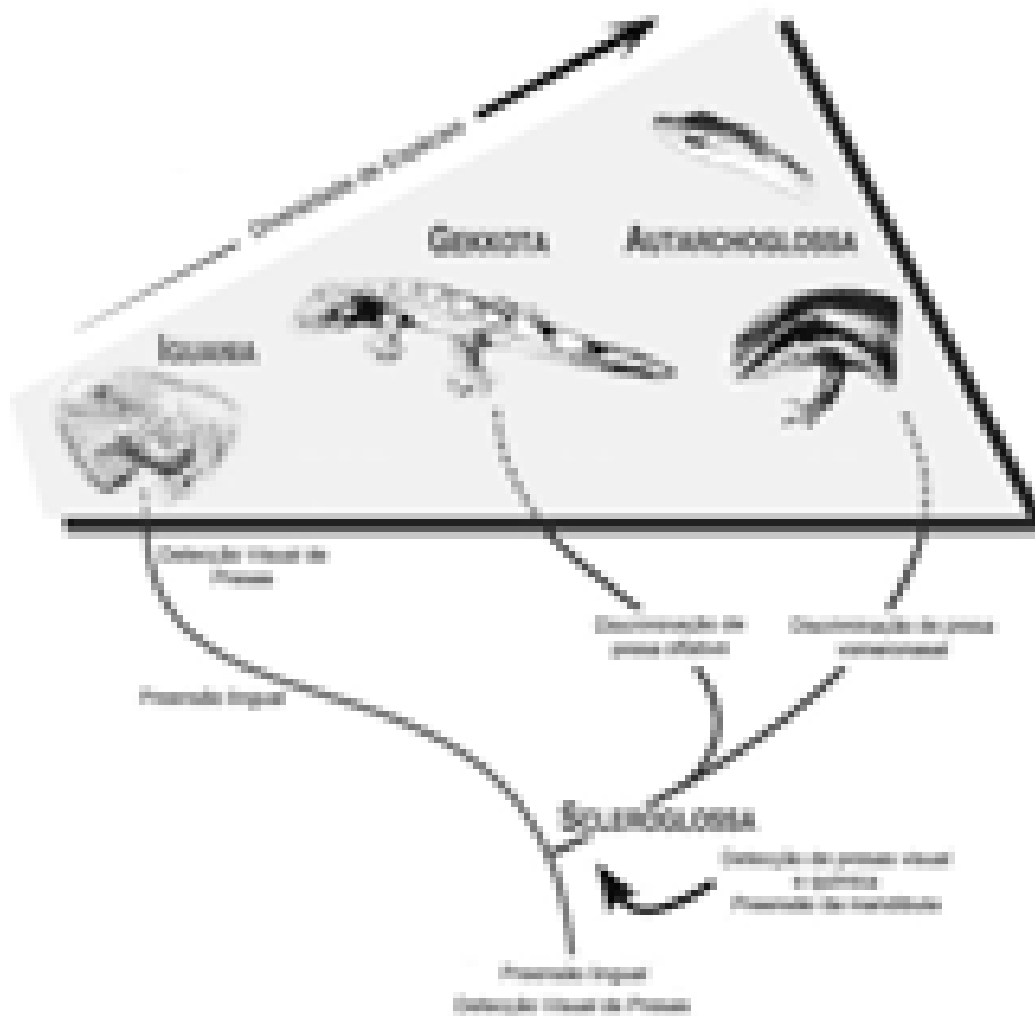
Possuem dentes do tipo acrodontes, fundidos às maxilas, com duas fileiras de dentes na maxila superior e uma na mandíbula. Crânio diápsida bem característico, com as duas aberturas temporais bem evidentes é observado. A abertura do ouvido externo também está ausente no grupo e, como as aves, possuem processo uncinado. Um "terceiro olho", de função desconhecida, é observado, além da capacidade de autotomia de cauda.

Crânio de Sphenodontidae evidenciando as aberturas temporais: (A) vistas dorsal e lateral e (B) visão geral.

São de hábitos noturnos e crepusculares, com temperaturas, quando em atividade, em torno de 6 a 16°C. Alimentam-se normalmente de invertebrados, porém ocasionalmente podem incluir na dieta alguns vertebrados como lagartos, anfíbios ou aves marinhas. Vivem em tocas que podem ser divididas com aves marinhas em nidificação, beneficiando-se inclusive desta interação. As aves levam alimento a seus filhotes e as sobras, juntamente com as fezes, ou mesmo jovens que venham a morrer são grandes atrativos para os artrópodes consumidos pelos tuatara.

Eventos de predação por um tuatara: (A) artrópode e (B) ave.

Os tuatara adultos medem em torno de 60 cm, com machos sendo um pouco maiores que as fêmeas. Em suas interações sociais fazem uso de vocalizações, comportamentos e mudanças de cores. Tanto machos quanto fêmeas são territorialistas. Os Sphenodontidae não possuem órgão de cópula e a transferência dos espermatozóides dos machos para as fêmeas é feita pela junção das cloacas. São todos ovíparos, e o período de incubação dos ovos é variado e dependente das condições climáticas a que estão sujeitos. Podem inclusive parar o desenvolvimento sob condições desfavoráveis e retornar em momentos adequados. Filhotes são mais ativos durante o dia, sendo esta uma estratégia para evitar o canibalismo dos adultos.

Alguns comportamentos reprodutivos em tuatara.

SQUAMATA

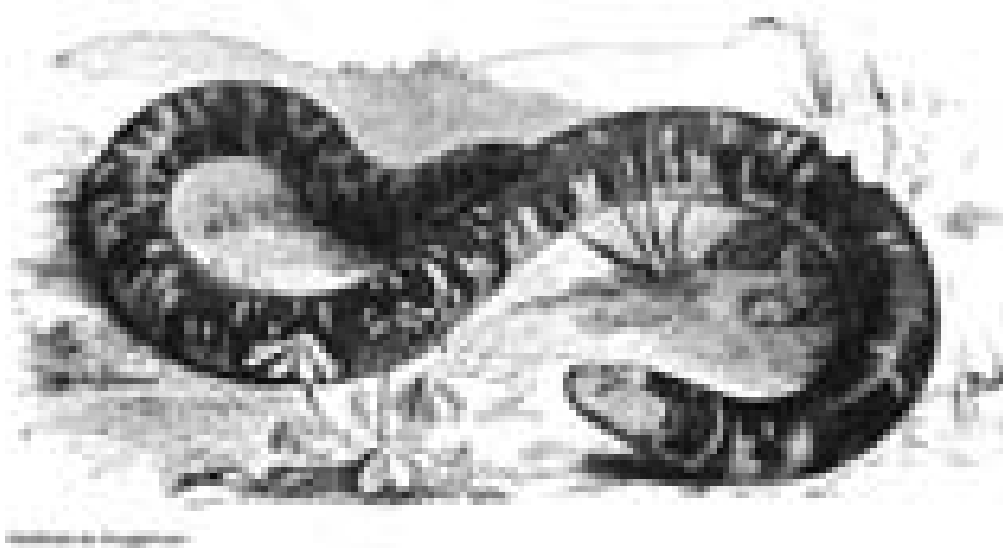
Os Squamata são tradicionalmente divididos em três sub-ordens Amphisbaenia (cobras-de-duas-cabeças), Serpentes ou Ophidia (cobras) e Sauria ou Lacertilia (lagartos). Alguns autores tratam as Amphisbaenia como lagartos escavadores especializados. Diferente dos quelônios e crocodilianos, os Squamata possuem crescimento determinado. Uma característica que é comum a todos os Squamata é a presença de um hemipênis, órgão de cópula do grupo. A distribuição de Squamata coincide com a da maior subordem (classificação tradicional), Sauria, e está apresentada mais adiante.

Representantes de Squamata : (A) lagarto, (B) serpente e (C) cobras-de-duas-cabeças.

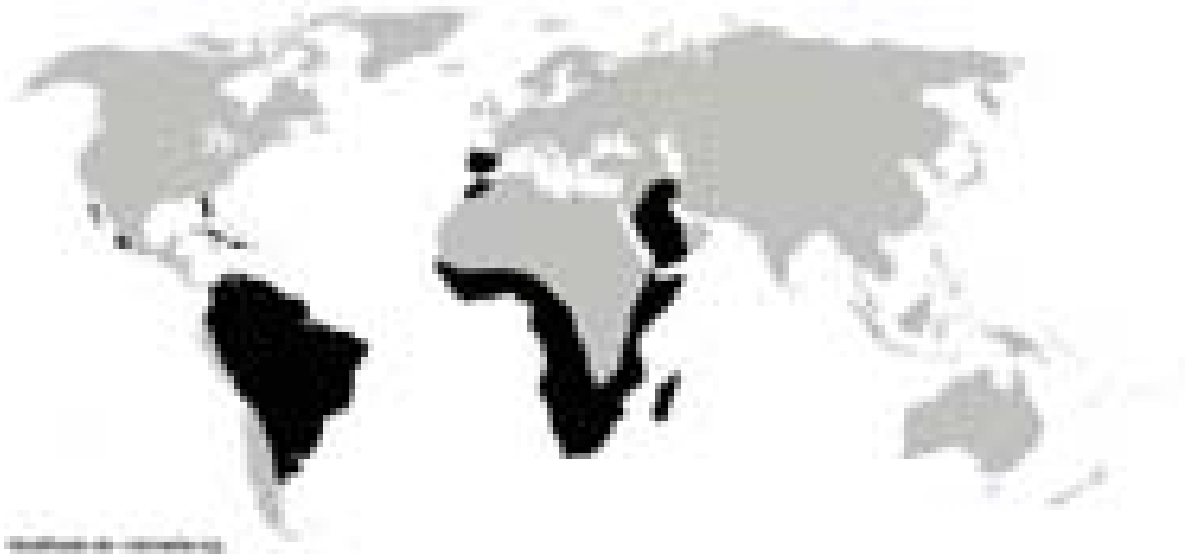
Lagartos e Serpentes surgiram entre o Jurássico e o Triássico Superior, e ocupam hoje uma grande diversidade de nichos ecológicos. A divergência mais marcante da história desses organismos ocorreu no final do Triássico com a separação dos Squamata em Iguania (algumas espécies de lagartos) e Scleroglossa (outros lagartos, serpentes e cobras-de duas-cabeças). As principais características utilizadas para a separação nesses grupos dizem respeito às formas de aquisição e discriminação das presas. Em Iguania a discriminação é visual e há a utilização da língua para preensão do alimento. Já Scleroglossa utiliza a mandíbula para capturar suas presas. Scleroglossa está dividido em dois outros grupos, Gekkota e Autarchoglossa. O primeiro refere-se às espécies que se utilizam de sinais visuais e olfativos para discriminação de suas presas. Já o segundo inclui aqueles que discriminam suas presas visualmente e/ou auxiliados pelo órgão vomeronasal.

Grupos de Squamata e formas de discriminação e apreensão das presas.

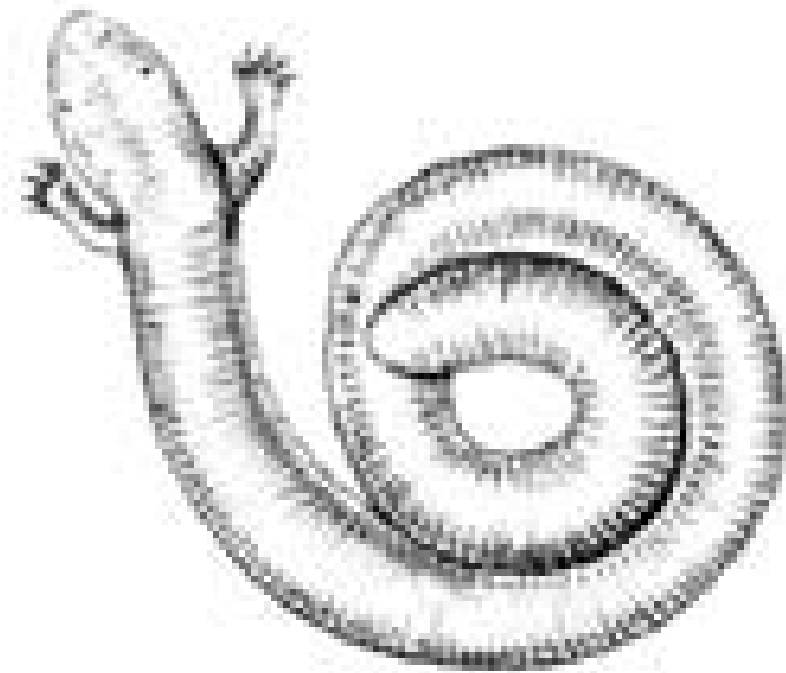
Apesar das relações filogenéticas, cobras-de-duas-cabeças, serpentes e lagartos, possuem especializações morfológicas e ecológicas que tornam conveniente a sua discussão individual. Por conta disso, nessa aula discutiremos os mesmos separadamente.

AMPHISBAENIA

O termo Amphisbaenia deriva do grego (amphi = duplo, baen = caminhar), referindo-se à capacidade que esses animais têm de movimentarem-se para frente e para trás com a mesma facilidade. São conhecidos popularmente como cobras-de-duas-cabeças, por apresentarem cauda arredonda, lembrando uma segunda cabeça, e por erguerem as duas extremidades do corpo, quando molestados, de forma a confundir seu predador da real posição da cabeça. O grupo é representado por cerca de 160 espécies

presentes em quatro famílias: Amphisbaenidae, Bipedidae, Rhineuridae e Trogonophidae. No Brasil, existe registro de 66 espécies, todas pertencentes à família Amphisbaenidae. São animais de hábitos fossoriais, vivendo no interior de galerias que constroem comprimindo solo com movimentos da cabeça.

Amphisbaenia fuliginosa

Estão presentes nas Antilhas, América do Sul, sudoeste da Costa do México, sul da Califórnia, centro da Flórida, sul da Europa e leste da Península Arábica.

Distribuição da subordem Amphisbaena.

O Amphisbaenia mais antigo é um fóssil do Cretáceo Superior. A grande maioria dos representantes é apode, porém no México existem três espécies do gênero *Bipes* que mantêm os membros anteriores. O crânio é bastante rígido e auxilia na construção dos túneis em que vivem e os olhos são rudimentares. O tegumento é bem característico com a presença de annuli (anéis), que circundam o corpo, escamas retangulares, e é quase desprovido de conexões com o tronco. Assim ele forma um tubo, dentro do qual o corpo pode deslizar para frente e para trás.

Bipes biporus.

A biologia dos Amphisbaenia é pouco conhecida, principalmente quanto aos seus aspectos comportamentais, porque os hábitos fossoriais restringem as observações na natureza e dificultam as coletas. São todos carnívoros, alimentando-se em geral de invertebrados que penetram em seus túneis, e também, com menor freqüência, caçam na superfície.

LACERTILIA

Os lagartos variam muito em tamanho, existindo desde espécies com apenas três centímetros de comprimento, até o dragão de Komodo, que pode atingir três metros e mais de oitenta quilos. Os lagartos são organismos adaptáveis que ocupam hábitats que variam de pântanos a desertos e até mesmo acima da faixa de florestas, em algumas montanhas.

Varanus komodensis (dragão de Komodo).

Os lagartos ocupam quase todas as massas de terra, com exceção da Antártida e regiões árticas da América do Norte, Europa e Ásia.

Distribuição da subordem Lacertilia.

Várias espécies são arborícolas, com as mais especializadas apresentando um achatamento lateral. Projeções peculiares no crânio e no dorso podem estar presentes e auxiliam, obscurecendo o seu contorno. Os camaleões são os lagartos arborícolas mais especializados, com mãos e pés zigodáctilos (com dois conjuntos de dedos voltados em sentidos opostos) e cauda preênsil, que permitem que se fixem firmemente aos galhos. Especializações podem ser encontradas também na língua e aparelho hióideo, que permite

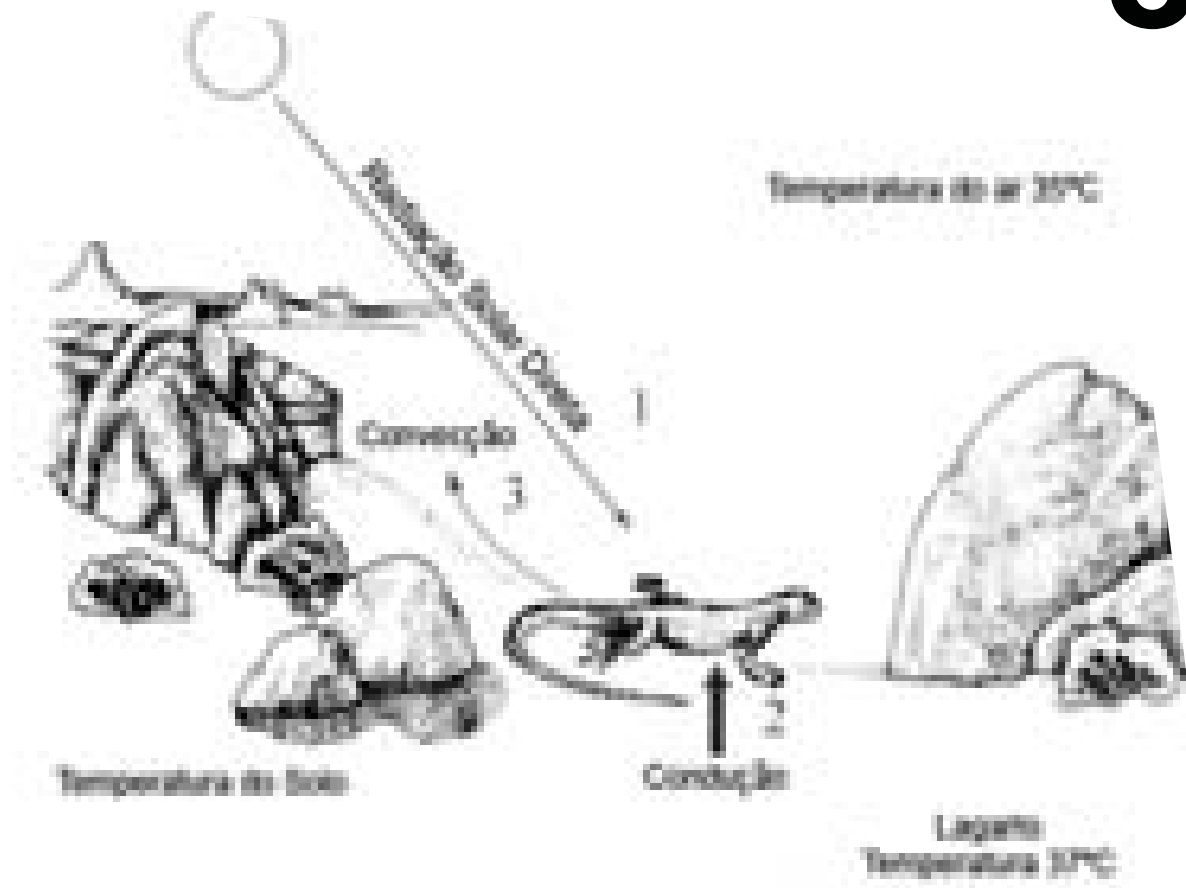
a projeção da mesma à distância superior ao comprimento do corpo para captura de presas que ficam aderidas à sua extremidade pegajosa. Camaleões possuem olhos elevados em pequenos cones com capacidade de movimentação independente.

Representante de Camaleonidae.

A maioria dos lagartos de grande porte é herbívora, exceção dos Varanidae, família que inclui o dragão de Komodo, que é carnívoro. Muitos iguanas são arborícolas, porém algumas espécies que vivem em ilhas são terrestres. Provavelmente a ausência de predadores nas ilhas oceânicas permitiu que essas espécies permanecessem bastante tempo no chão, adotando assim o hábito terrícola. Muitas espécies de lagartos vivem em praias, mas poucas entram realmente na água. Os iguanas marinhos, das Ilhas Galápagos, são exceção, esses animais mergulham até mais de 10 metros para forragear na vegetação que cresce abaixo da faixa de maré.

Os lagartos, bem como outros Squamata, são capazes de termorregular de forma muito precisa, e os ambientes térmicos adotados por cada espécie são componentes importantes de sua ecologia. Microhábitats que permitem a manutenção de temperaturas corporais em ótimos fisiológicos podem ser uma das dimensões que definem os nichos ecológicos dos lagartos.

Para termorregular os lagartos podem alternar entre locais de grande exposição à luz solar e outros sombreados, escolher diferentes inclinações nos substratos, de modo a ampliar ou reduzir, dependendo das necessidades, a área de incidência à radiação infravermelha. Algumas espécies (e.g. camaleões) podem mudar de cor. Nos horários em que as temperaturas são mais baixas, em geral adotam cores mais escuras que permitem maior absorção de calor. Já nos momentos de calor intenso mudam para cores mais claras, que refletem a luz reduzindo assim as chances de superaquecimento. Outras formas adotadas para regulação da temperatura corpórea estão descritas abaixo:

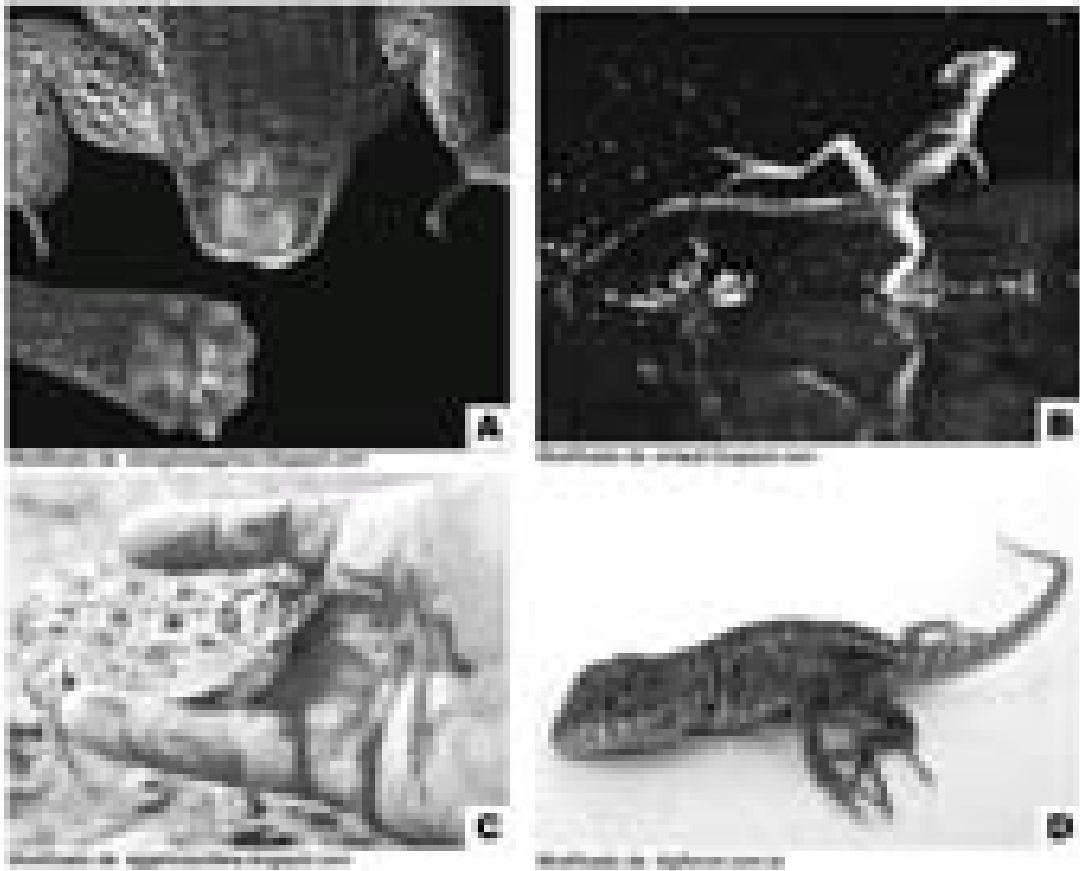
- Convecção – troca de calor com a camada de ar ou a água que circunda o organismo;
- Evaporação – excesso de temperatura é perdido pela produção de vapor d'água;
- Condução – troca de calor por contato com superfícies pré-aquecidas;
- Produção metabólica de calor – algumas espécies (e.g. pítons e tartaruga de couro) têm a capacidade de gerar calor através de reações químicas (metabolismo) no interior de seus corpos. As pítons fazem uso da produção de calor metabólico para a incubação dos seus ovos.

Termorregulação em lagartos.

Os padrões de atividade dos lagartos variam de espécies extremamente sedentárias (caçadores de espreita ou senta-e-espera), que podem passar horas em um determinado local, até espécies que estão quase que em constante movimento (forrageadores ativos). Uma condição intermediária entre esses dois extremos pode também ser observada, os forrageadores errantes.

Características ecológicas, morfológicas e comportamentais correlacionadas aos modos de forrageio de diferentes espécies de lagartos parecem definir muitos aspectos da biologia desses animais. Algumas generalizações baseadas no tipo de estratégia de forrageamento adotada estão presentes na tabela seguinte.

Características ecológicas e comportamentais associadas com o modo de forrageio dos lagartos. Adaptado de Pough *et al.* 2008.

Característica	Modo de Forrageio		
	Senta-e-espera	Errante	Ativo
Comportamento de Forrageio			
Movimentos/hora	Poucos	Intermediário	Muitos
Velocidade do movimento	Baixa	Intermediária	Alta
Modalidades sensoriais	Visão	Visão e Olfato	Visão e Olfato
Comportamento exploratório	Baixo	Intermediário	Alto
Tipos de presas	Móveis, grandes	Intermediário	Sedentárias, freqüentemente pequenas
Predadores			
Risco de Predação	Baixo	?	Mais alto
Tipo de Predadores	Forrageadores ativos	?	Forradeadores ativos e de senta-e-espera
Forma do Corpo			
Tronco	Atarracado	Intermediário?	Alongado
Cauda	Freqüentemente curta	?	Frequentemente longa
Características Fisiológicas			
Resistência	Limitada	?	Alta
Velocidade de Corrida	Alta	?	Intermediária a baixa
Capacidade Metabólica Aeróbica	Baixa	?	Alta
Capacidade Metabólica Anaeróbica	Alta	?	Baixa
Massa Cardíaca	Pequena	?	Grande
Hematrócito	Baixo	?	Alta
Energética			
Gasto Diário de Energia	Baixo	Intermediário	Mais alto
Obtenção Diária de Energia	Baixa	?	Mais alta
Comportamento Social			
Tamanho da Área Domiciliar	Pequeno	?	Grande
Sistema Social	Territorial		Não territorial
Reprodução			
Massa da ninhada (ovos ou embriões) em relação à massa do adulto	Alta	?	Baixa

Lagartos são também famosos por uma de suas formas de defesa, a autotomia caudal. Esses animais possuem pontos de quebra em sua cauda que, quando um predador a abocanha, essa se destaca permitindo que o lagarto escape. Após algum tempo a cauda se regenera, porém com uma cor diferente da original, e é sustentada agora por um bastão cartilaginoso. Outras estratégias para escape de predadores podem também ser adotas como: a produção de toxinas (monstro de Gila e dragão de Komodo), uso de tocas, tanatose (ato de se fingir de morto), etc.

Algumas estratégias utilizadas pelos lagartos para fugir de seus predadores: (A) autotomia de cauda, (B) corrida sobre a água (*Basilisucus*), (C) esguichar sangue pelos cantos dos olhos (*Prynosoma*) e (D) tanatose(*Tropidurus*).

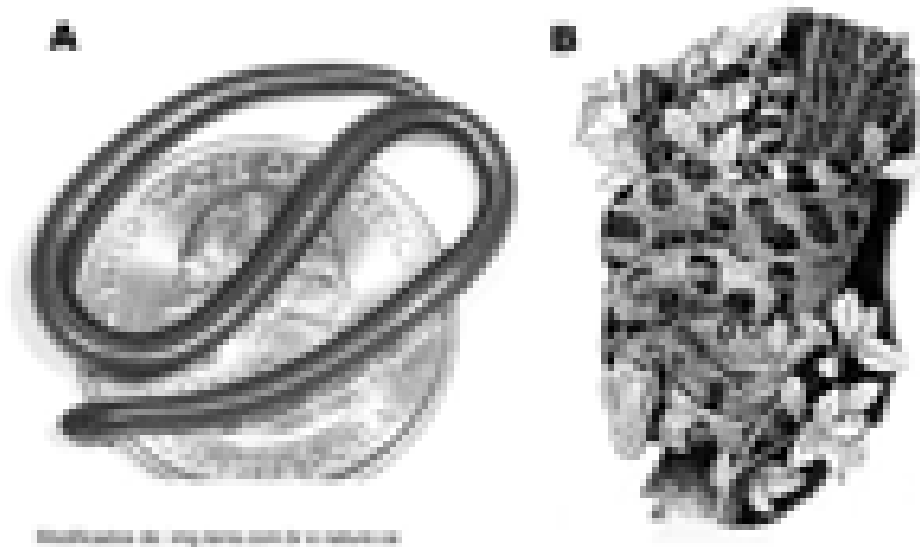
SERPENTES

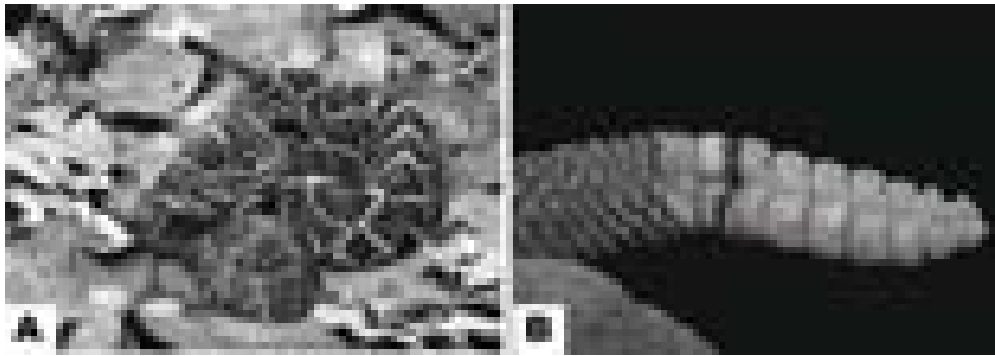
As serpentes surgiram no Cretáceo Inferior, entre 100 e 130 milhões de anos atrás. Os ancestrais das serpentes foram os lagartos, que ao longo da evolução perderam os seus membros. Atualmente, algumas serpentes possuem vestígios dos membros posteriores, externamente sob a forma de esporões ou internamente por resto de cintura pélvica (família Boidae e Pythonidae).

Resquícios de cintura pélvica em Pythonidae: (A) esporões, (B) posição dos esporões em relação a cauda e (C) estrutura óssea interna.

Ocorrem em todos os continentes, com exceção da Antártida, com espécies inclusive marinhas (e.g. *Pelamis*), que vivem no Oceano Pacífico. Das mais de 2.900 espécies descritas, 371 ocorrem no Brasil e estão distribuídas em 10 famílias

Distribuição das serpentes marinhas (cinza) e continentais (preto).

Variam em tamanho desde espécies diminutas, comedoras de cupins com apenas 10 cm, até as grandes constritoras, com mais de 10 metros de comprimento.

A menor (A – *Leptotyphlops carlae* 10 cm) e provavelmente uma das maiores (B – *Eunects murinus* 11,5 m) serpente do mundo.

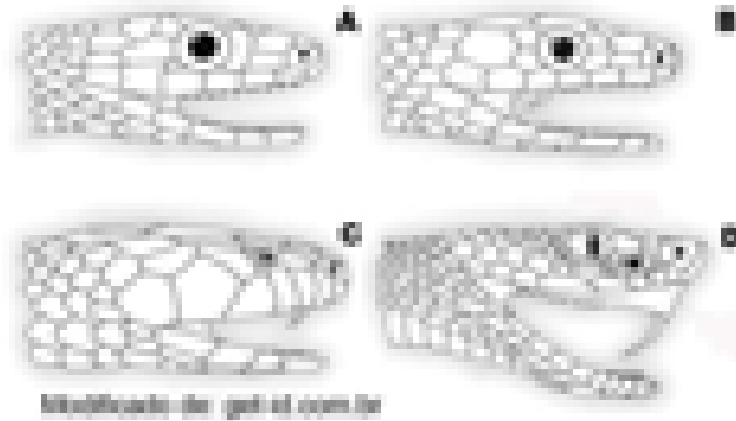
As serpentes são organismos ápodos, de corpo alongado recoberto por escamas córneas, que podem ser lisas, quilhadas ou granulares. Na cabeça as escamas podem apresentar-se na forma de grandes placas ou de granulações. Como nos outros Squamata, a pele é trocada periodicamente, só que neste caso sai sob a forma de uma única peça. As cascavéis são as únicas serpentes que retêm parte da sua pele antiga, na forma de um anel cinzento grosseiro, na extremidade da cauda. Com as trocas de pele estes pedaços de epiderme ressecados formam os guizos, que produzem o ruído característico quando o animal vibra a cauda. A quantidade de anéis, não é proporcional à idade da serpente, uma vez que elas podem trocar de pele até mais de quatro vezes num ano, e que o chocalho pode se quebrar e voltar a se formar.

Exemplo de cascavel (A) *Crotalus durissus* e (B) chocalho.

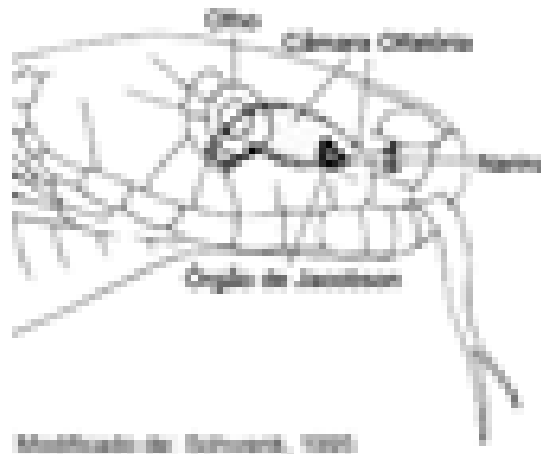
Os ofídios não possuem ouvido externo, médio ou tímpano, e os olhos são providos de pálpebras fixas. Em razão dessa última característica você nunca vai ver uma serpente piscando os olhos. Uma escama transparente, queratinizada, se molda como uma lente de contato, protegendo e evitando o ressecamento do olho. Quando a serpente troca de pele esta lente (óculo) se destaca, juntamente com toda a muda, e o espaço entre o cristalino e a pele fica preenchida por um líquido, tornando o olho opaco, e reduzindo ainda mais a já precária visão das serpentes. A pupila é geralmente circular, nas serpentes de hábitos diurnos e é elíptica (fendida) ou vertical nas noturnas.

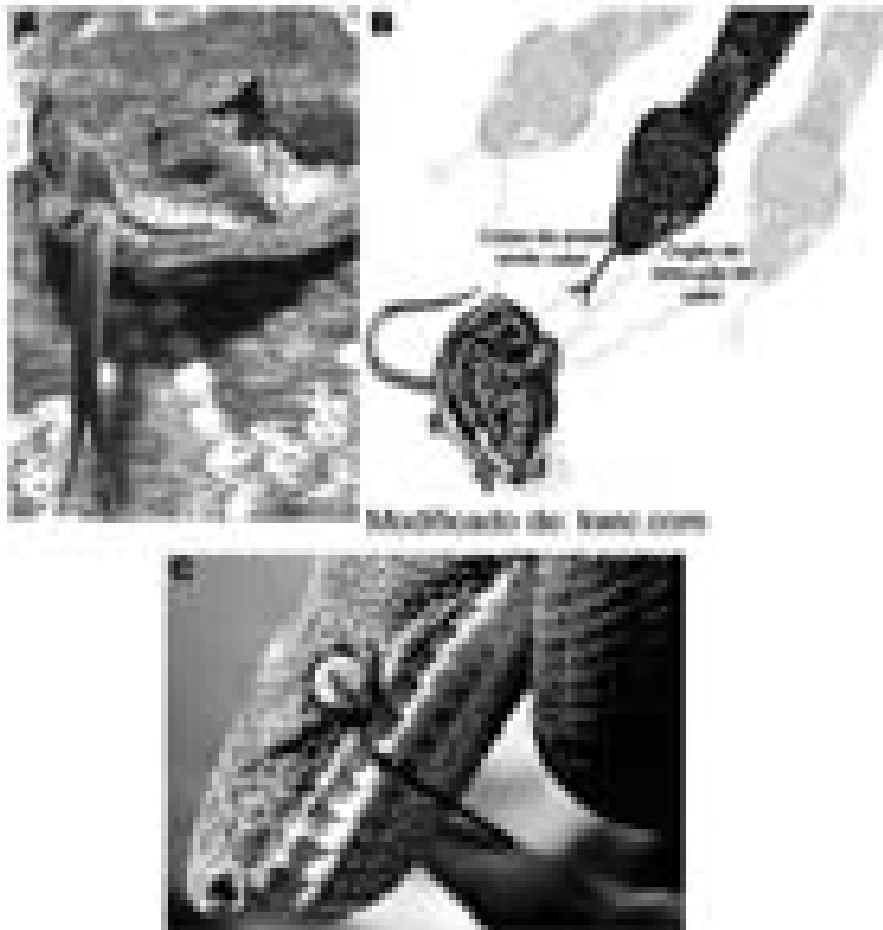
A mandíbula das serpentes é composta por duas partes que são unidas por ligamentos elásticos, que aumentam a capacidade da boca e, somados à grande elasticidade da pele e à ausência de um esterno, permitem a ingestão de grandes presas.

Os dentes são polifiodonte, com várias trocas ao longo da vida do animal, e pleurodonte, de inserção lateral nas maxilas. Quatro tipos básicos de dentições podem ser observados nas serpentes:

- Áglifo – os dentes são maciços, sem qualquer tipo de canal para inoculação de toxinas. Estão presentes nas jibóias, sucuris, salamantas, etc.;
- Opistóglifo – os dentes de inoculação de toxinas são sulcados e em posição mais posterior. Observado em algumas espécies de cobras cipós, falsas corais, cobras pretas, etc.;

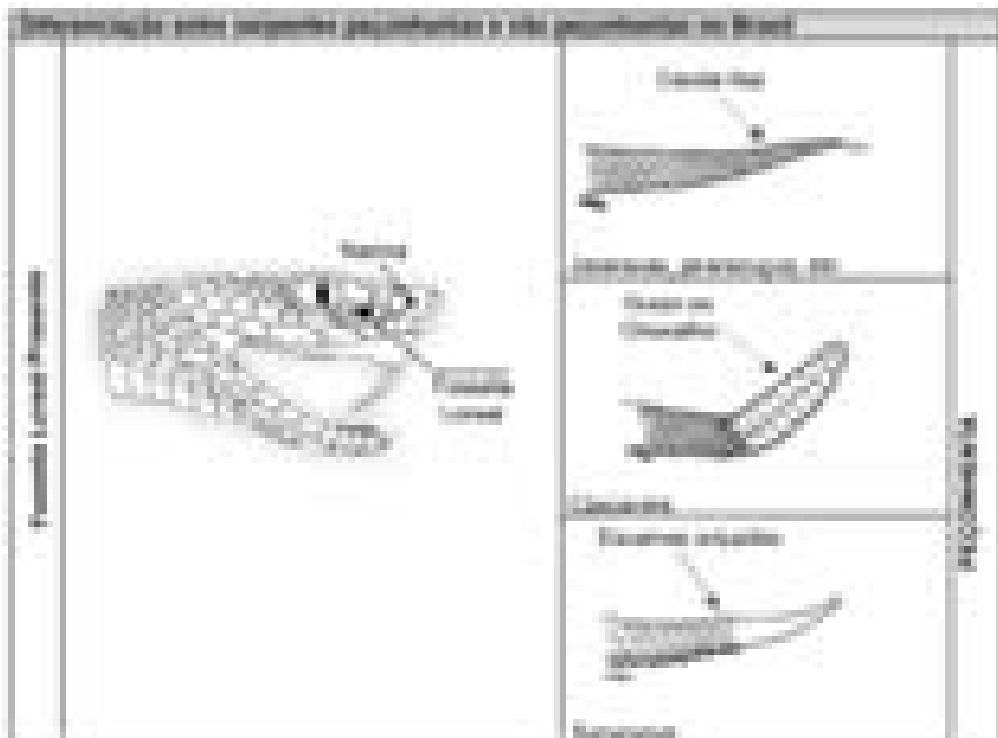
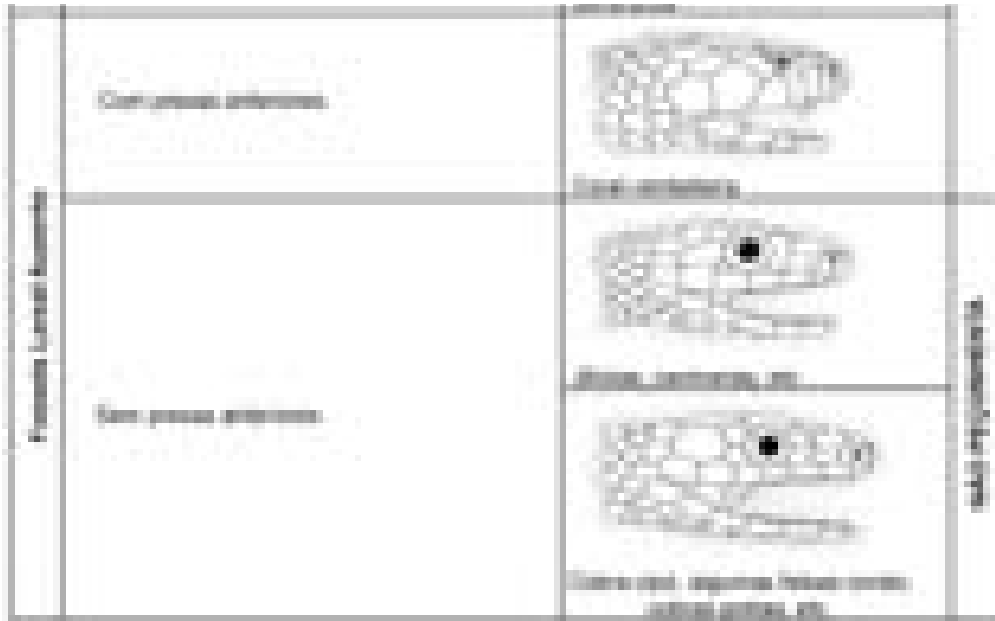
- Proteróglifo – os dentes de inoculação de toxinas são sulcados e em posição mais anterior. Típico das corais-verdadeiras, mambas, najas, etc.;
- Solenóglifo – dentes canaliculados móveis posicionados anteriormente. Presentes nas jararacas, cascavéis, surucucus, etc. As serpentes com este tipo de dentição são as únicas que realmente picam. Todas as demais mordem.

Tipos de dentição em serpentes: (A) áglifo, (B) opistóglifo, (C) proteróglifo e (D) solenóglifo.

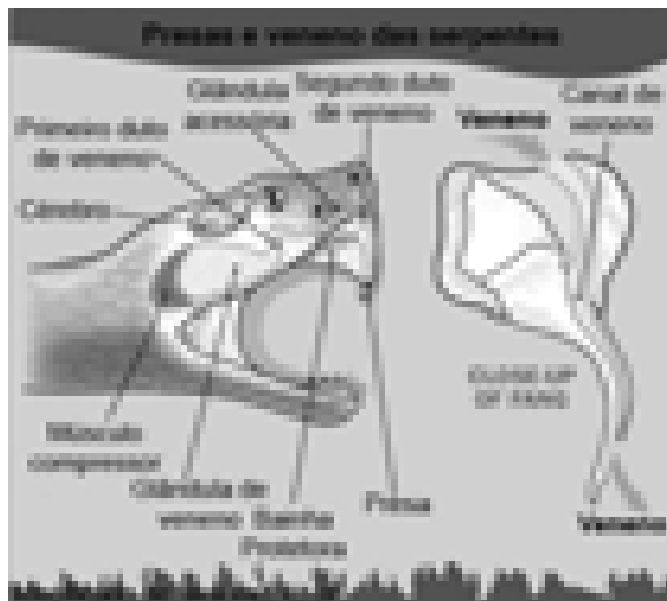
As serpentes possuem o olfato bem desenvolvido, ferramenta importante para a localização de predadores, presas, e parceiros. Porém as narinas não têm função olfativa, auxiliando apenas na respiração. Quem desempenha este papel é a língua bífida auxiliada pelo órgão de Jacobson. A serpente coloca sua língua, com secreção pegajosa, para fora da boca, de forma a capturar partículas suspensas no ar, e depois a encosta no "céu da boca", de modo que cada ponta da língua entre em contato com uma das duas aberturas do órgão de Jacobson. Esse órgão é revestido com epitélio sensorial do tipo olfativo, capaz de analisar os dados e remetê-los ao cérebro, desempenhando função semelhante ao olfato. A língua não tem função gustativa, elas ingerem as presas por inteiro, sem saboreá-las.

Anatomia da câmara olfativa e do órgão de Jacobson.

Órgãos termorreceptores (fossetas) podem ser encontrados em algumas espécies de serpentes. São sensores infravermelhos capazes de perceber diferenças mínimas de temperatura (da ordem de 0,003 °C) num raio de cinco metros de distância. As fossetas possuem uma membrana rica em terminações nervosas, que captam e transmitem uma imagem térmica da presa ao cérebro da serpente, informando a presença do animal, seu tamanho, posição, distância, e o sentido e velocidade de seu deslocamento. As fossetas loreais estão presentes nos representantes americanos da família Viperidae (e.g. jararacas, surucucu, cascavel), sob a forma de dois pequenos orifícios localizados entre os olhos e as narinas. Já as fossetas labiais podem ser observadas nos Boidae (e.g. jiboias, sucuris, salamantas) e Pitonidae (e.g. pítons) e aparecem como vários orifícios, pequenos localizados entre as escamas supra e infralabiais.

Órgão termorreceptor das serpentes: (A) fosseta loreal, (B) reconstituição do funcionamento de uma fosseta loreal e (C) fosseta labial.

O tato não é muito desenvolvido e a audição é rudimentar. Apenas o ouvido interno está presente, porém é muito sensível a vibrações. A serpente, constantemente em contato com o substrato ou enrodilhada sobre seu próprio corpo, capta vibrações do solo através da mandíbula, que as transmite à caixa craniana através de um pequeno osso, chamado columella auris. A serpente percebe o som, mas não consegue precisar a direção da fonte sonora.

Todas as serpentes são carnívoras, alimentando desde invertebrados a vertebrados. Algumas espécies fazem uso de toxinas para capturar suas presas ou na defesa contra predadores. Outras são constritoras, enrolando em suas presas, apertando-as de forma que não consigam respirar. Todas as serpentes que possuem fossetas loreais são consideradas peçonhentas, porém no Brasil existem espécies que não apresentam esta estrutura, mas que mesmo assim produzem substâncias extremamente tóxicas, como as corais-verdadeiras.

As generalizações contidas nos livros sobre como identificar uma serpente, muitas vezes são falhas. Por exemplo, apesar de algumas espécies de serpentes peçonhentas apresentarem cabeça triangular e olho fendido, temos vários representantes com estas mesmas características que não são consideradas peçonhentas (e.g. jibóia, sucuri, salamanta, cobra-olho-de-gato). Da mesma forma que existem espécies que não têm olhos fendidos e nem cabeça triangular e que produzem algumas das toxinas mais letais (e.g. corais-verdadeiras, najas, cobras-tigre). Mas você deve estar se perguntando, mas como eu faço para distinguir esses animais então? O quadro seguinte apresenta algumas características simples que permitirão a você separar uma serpente peçonhenta de uma não peçonhenta no Brasil.

Dicas de como identificar uma serpente peçonhenta de uma não peçonhenta no Brasil.

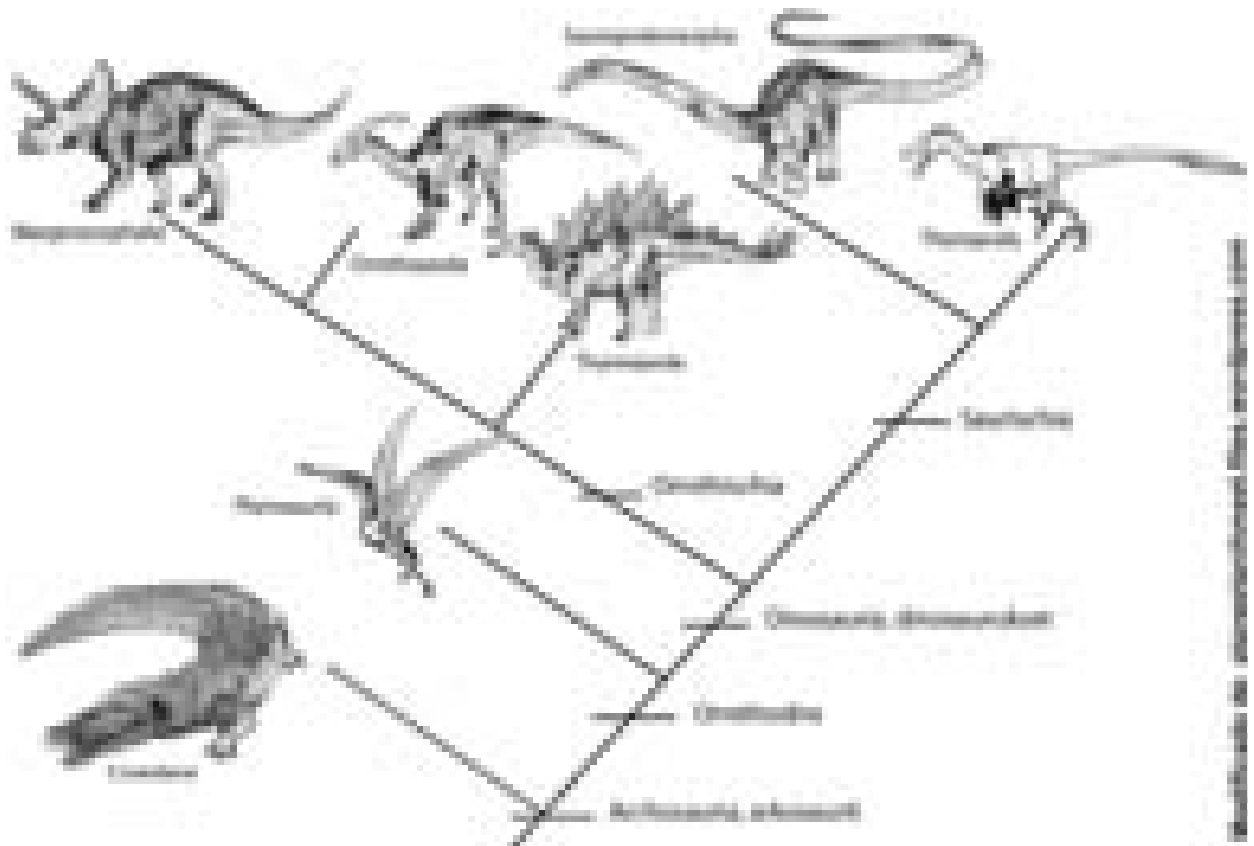
As serpentes peçonhentas desenvolveram um aparato inoculador de toxinas que paralisam a presa e a digerem, facilitando a alimentação. Esse aparato se localiza na boca, onde dois dentes modificados são desde parcialmente até totalmente canaliculados e estão conectados a glândulas produtoras de toxinas. Essas serpentes desferem o bote tal quais fazem as serpentes não peçonhentas, mas não realizam contrição. As toxinas têm ação digestória e paralisante, de modo que a presa não consegue fugir e morre próximo à serpente, que se alimenta deglutindo o alimento da mesma maneira que as serpentes não-peçonhentas.

Estrutura da glândula de peçonha de uma serpente e de um dente solenóglifo.

As serpentes são bastante flexíveis, sendo os únicos vertebrados com capacidade de dobrar completamente a coluna vertebral. São capazes de nadar, submergir na água ou na areia, e escalar planos verticais, desde que sejam ásperos. Suas costelas e escamas ventrais são conectadas por músculos, e possuem ação sincronizada durante a locomoção. As cobras podem se locomover de várias formas, dependendo de sua atividade e do ambiente:

- Movimento Ondulatório Horizontal, ou Movimento Serpentino - movimento mais comum, em forma de "S". A serpente ondula o corpo alternadamente para um lado e para o outro, deslocando-se para frente em sentido horizontal. Usado em fuga, é o deslocamento típico de serpentes rápidas.
- Movimento Retilíneo - a ação dos músculos sobre as escamas provoca ondas sucessivas de contração muscular na pele da serpente, elevando as escamas do solo, da frente para trás, e a serpente se desloca em linha reta para frente. Característico de serpentes de corpo volumoso e pesado, com deslocamento lento.
- Movimento Sinuoso-lateral, ou Sidewinding - a serpente eleva o corpo em alças, apoiando somente dois pontos do corpo no solo a cada avanço. As alças são impulsionadas para frente pelo ar, muito próximas do solo, e quando são apoiadas no chão exercem força para baixo. As espécies de deserto são as mais especializadas nesse movimento.
- Movimento Misto, ou Movimento em Sanfona - conjuga o Movimento Ondulatório Horizontal ao Movimento Retilíneo. A serpente se dobra como uma sanfona, trazendo a parte posterior de seu corpo para junto da anterior, e então avança impulsionando a parte dianteira, até esticar novamente o corpo, para depois se dobrar novamente.

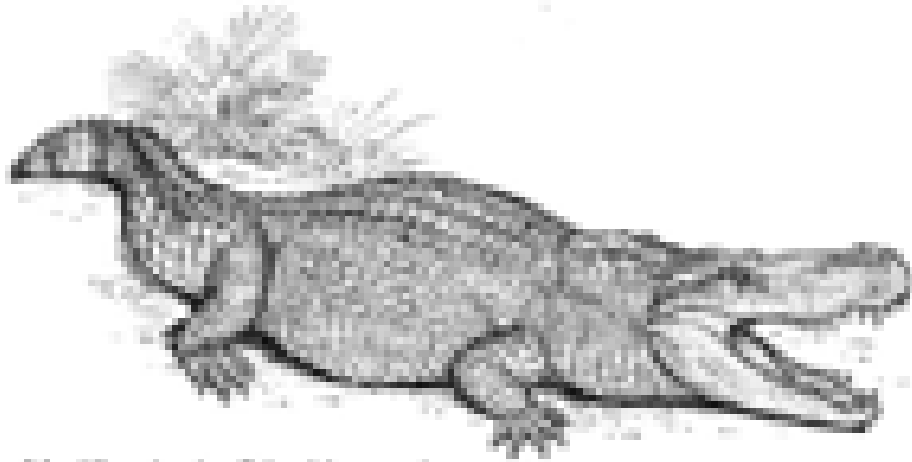
Tipos de movimentos adotados pelas serpentes.

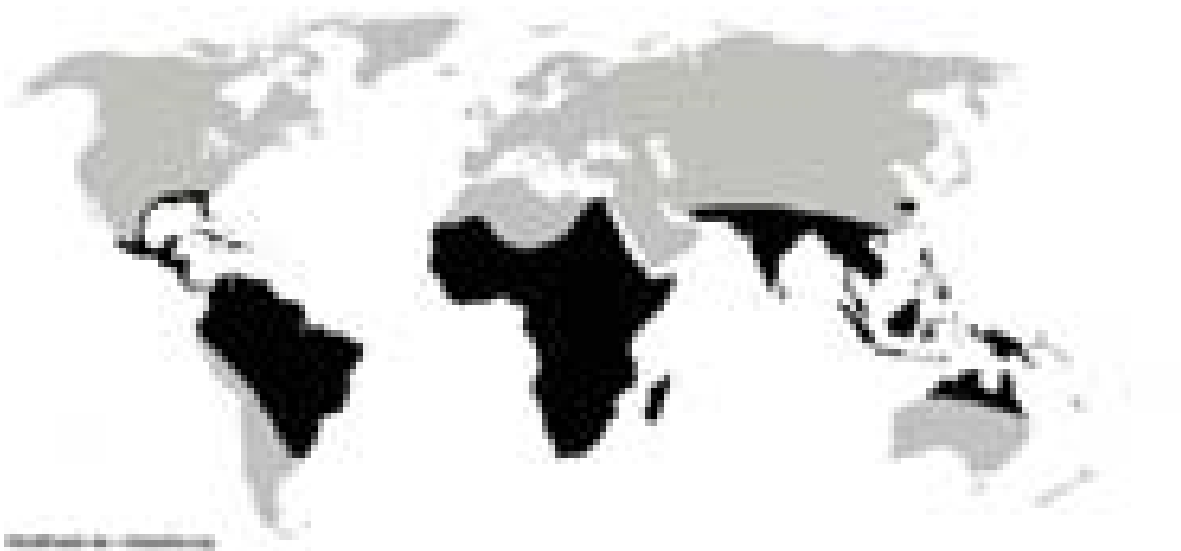
ARCHOSAURIA

Como já colocado anteriormente os Diapsida podem ser divididos em dois grupos, os Lepidosauromorpha, que inclui os tuatara e os Squamata, além de seus parentes extintos e os Archosauromorpha, que agrupa os crocodilianos e as aves, os Pterosauria e dinosauros (Ornithischia e Saurischia) extintos e diversas formas do Permiano Superior e do Triássico. Os Archosauria são distinguidos pela presença de uma abertura rostro-orbital (em frente ao olho). O crânio é profundo, a órbita ocular, em vez de circular, tem a forma de um triângulo invertido e os dentes são comprimidos lateralmente.

Filogenia de Archosauromorpha.

CROCODYLIA

Crocodylia é a ordem de Reptilia que inclui os jacarés, crocodilos, aligators e o gavial. O grupo surgiu no Triássico, há mais ou menos 220 milhões de anos atrás, porém o clímax da evolução dos crocodilianos ocorreu no Cretáceo. Enormes crocodilos persistiram durante muito tempo depois do

desaparecimento dos dinossauros, como *Purussaurus brasilienses*, encontrado na Bacia Amazônica, que chegava a ter entre 13 e 14 metros, tão grandes quanto um Tyrannosaurus rex.

Purussaurus brasilienses.

Existem atualmente 23 espécies de Crocodylia, alocadas em três famílias: Alligatoridae incluem as duas espécies de aligátores vivos e os jacarés, Crocodylidae, os crocodilos em geral, e Gavialidae, o gavial. A maioria das espécies é encontrada em regiões tropicais e sub-tropicais, mas três apresentam distribuição que se estende até a zona temperada. O Brasil é detentor de seis das 23 espécies de crocodilianos, sendo representados pelos jacarés dos gêneros Caiman (C. crocodilus, C. latirostris e C. yacare), Paleosuchus (P. palpebrosus e P. trigonatus) e Melanosuchus niger.

Área de distribuição de Crocodylia.

Os Crocodylia viventes são basicamente aquáticos, embora possuam membros bem desenvolvidos e algumas espécies realizem extensas caminhadas sobre a terra. A cauda pesada e achatada lateralmente impulsiona o corpo do animal na água e, nesse momento, os membros são mantidos junto ao corpo. Alguns representantes podem galopar movendo os membros de sua postura normal, isto é, estendidos lateralmente, para uma posição aproximadamente vertical abaixo do corpo. São relativamente lentos quando em ambiente terrestre, mas bastante ágeis em meio aquático, onde nadam com movimentos laterais da cauda.

Os crocodilianos possuem adaptações que os permitem explorar o ambiente e respirar sem ter que expor totalmente o seu corpo. As narinas estão localizadas na extremidade do focinho, e um palato secundário separando as passagens nasais da cavidade oral está presente. Somado a isso existe uma dobra de tecido, que se origina na base da língua, que confere uma vedação a prova d'água entre a boca e a garganta. Sendo assim, um crocodiliano pode respirar expondo apenas suas narinas, sem inalar água.

Não sei se você já viu alguma apresentação na televisão na qual um homem sozinho conseguia segurar a boca de um grande jacaré sem que ele conseguisse abri-la. O depressor da mandíbula, músculo responsável por abrir a boca, é curto e com pouca vantagem mecânica. Em contraste, os músculos de fechamento da mandíbula são muito poderosos, o que faz com que esta ação seja bastante forte.

Receptores de pressão muito sensíveis estão presentes nas maxilas, recobertos por pequenas saliências. Qualquer pressão sobre estas estruturas faz com que o animal abra e feche rapidamente a boca de forma a prender sua presa. Após capturar um animal, o crocodiliano puxa-o para dentro d'água a fim de afogá-lo. Quando a presa morre, o predador corta grandes pedaços do animal e engole inteiro. Uma forma curiosa adotada para retirar grandes pedaços de suas presas é o uso da inércia: os crocodilos mordem a presa e giram rapidamente ao longo de seu próprio eixo longitudinal, rompendo a porção que está sendo segura. Já outros deixam presas grandes se decompondo durante alguns dias, até que possam ser desmembradas mais facilmente.

Entre os Crocodylia, o cuidado parental e a comunicação vocal com os filhotes são menos conhecidos que nas aves, embora pareçam ser igualmente desenvolvidos. Seus ovos são depositados sob a areia, serrapilheira ou até dentro de cupinzeiros. A comunicação vocal entre os jovens e os adultos começa antes mesmo da eclosão do ovo, continuando após os recém-nascidos estarem fora do ninho. Os sons produzidos pelos recém-eclodidos estimulam um ou ambos os pais a escavar o ninho, afastando a vegetação e o solo com seus membros e maxilas. Os filhotes de Crocodylia, quando amedrontados, emitem um grito de angústia que estimula os machos e fêmeas adultos a virem em sua defesa.

Golpes na água, com a cabeça e a cauda, e uma variedade de vocalizações são utilizados pelos machos de Crocodylia durante a corte e exibições de territorialidade. Como as tartarugas, o grupo apresenta um pênis, como órgão de cópula, e o sexo dos filhotes é determinado pela temperatura. Só que, ao contrário dos quelônios, temperaturas mais elevadas geram machos.

O cuidado parental nos crocodilianos é muito aprimorado, chegando ao ponto da fêmea de um aligátor americano, após a abertura do ninho, colocar os filhotes na boca e levá-los, um ou dois de cada vez, para a água onde os soltam. Este processo se repete até que todos os filhotes tenham sido levados do ninho para a água. Os pais de algumas espécies quebram delicadamente a casca dos ovos com seus dentes para ajudar os filhotes a se libertar. Os filhotes permanecem junto a sua mãe por um período considerável (dois anos no aligátor americano, três na jacaretinga da América do Sul). Os filhotes, mesmo não dependendo de seus pais para se alimentarem, muitas vezes comem pequenos pedaços das presas que a fêmea deixa cair enquanto se alimenta.

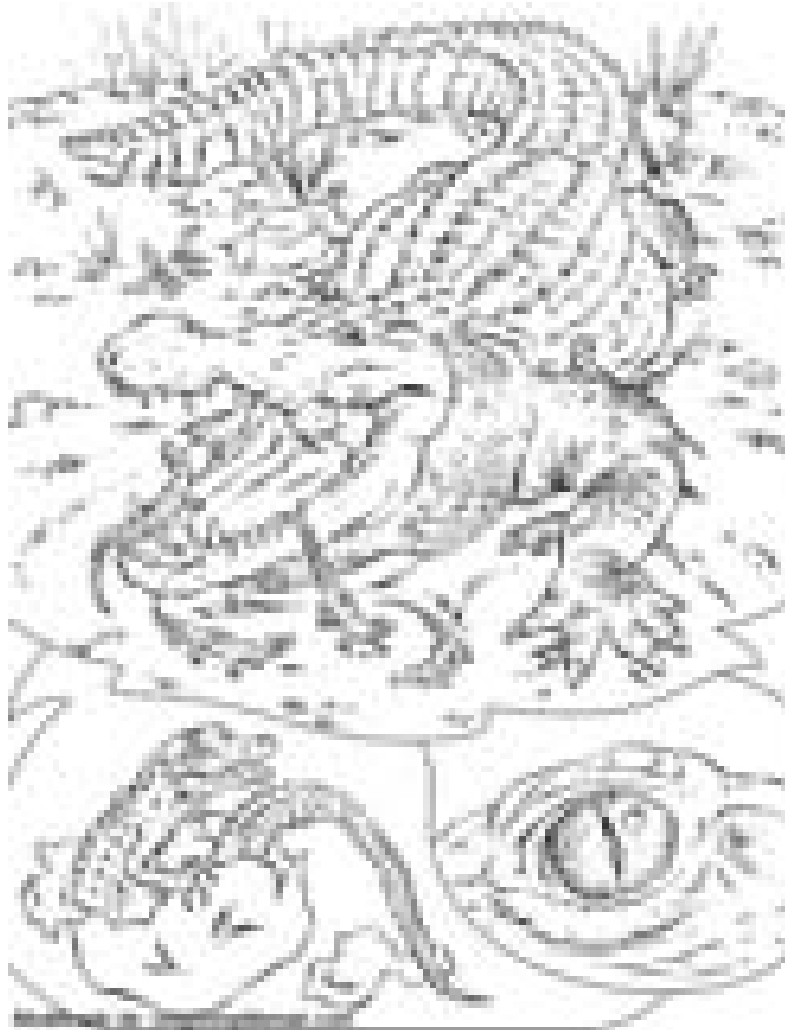
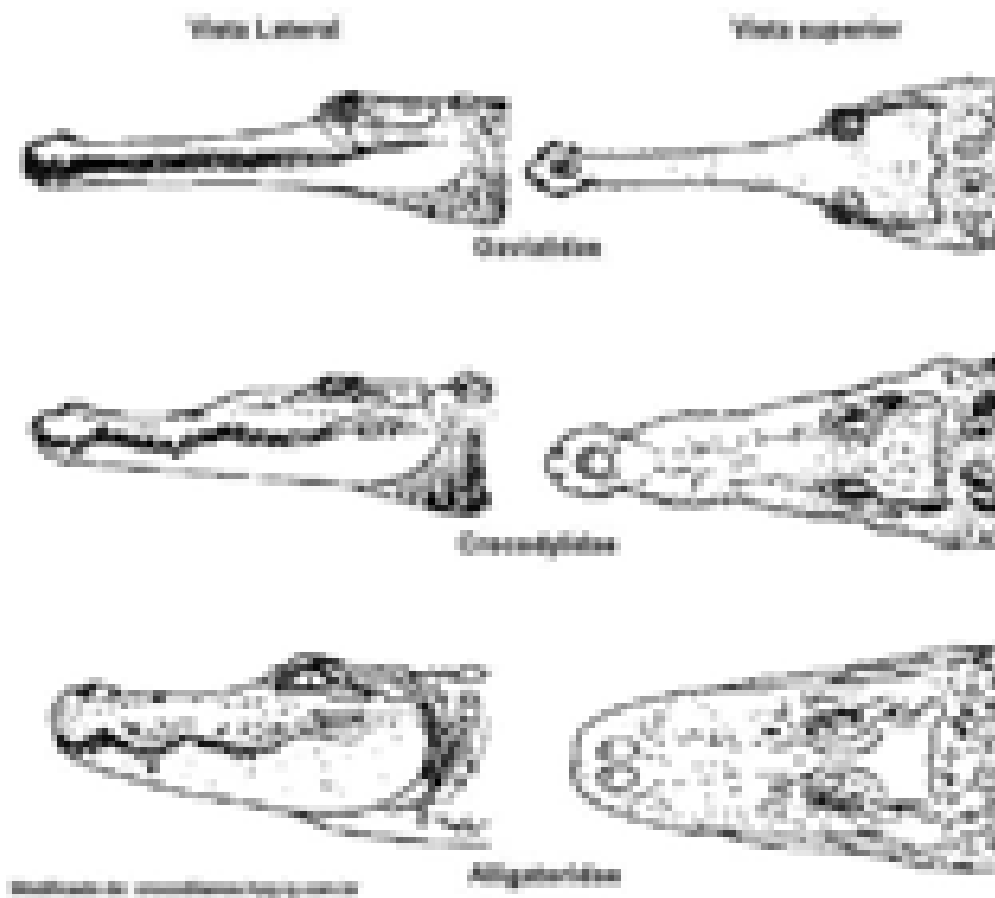
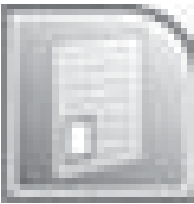



Figura 49. Cuidado parental em crocodilianos.

Dentre os Crocodylia, os gaviais possuem as modificações mais evidentes para a piscivoria. Apresentam um focinho longo e estreito e capturam peixes com um rápido golpe lateral da cabeça. Os crocodilos e jacarés diferem entre si externamente, pela largura de seu focinho. Em geral, os jacarés possuem focinhos mais largos (em forma de "U") que os crocodilos (em forma de "V"). Nos crocodilos o quarto dente de cada lado da mandíbula se encaixa num chanfro da maxila superior, permanecendo visível mesmo de boca fechada. Já no jacaré, o mesmo dente se esconde em uma cavidade da maxila superior, sumindo de vista ao fechar a boca.

Vista lateral e dorsal da região da cabeça de alguns representantes de Crocodylia.

CONCLUSÃO

De uma forma geral os répteis compõem um grupo bastante diversificado, com distribuição bem ampla, ocorrendo em praticamente todo o planeta, ausentes apenas nas regiões polares, onde o frio é muito intenso. Grande parte do seu sucesso deve-se à presença de um tegumento queratinizado, impermeável à água, e do ovo amniótico que lhes conferiu uma maior independência de ambientes úmidos. Baseada em características morfológicas, ecológicas e comportamentais a classe pode ser dividida em quatro ordens: Testudines (quelônios), Squamata (lagartos, serpentes e cobras-de-duas-cabeças), Rhynchocephalia (tuatara) e Crocodylia (jacarés, crocodilos, aligátores e o gavial). Apesar destes grupos serem tratados juntos, Reptilia não pode ser considerado um clado monofilético, uma vez que alguns dos descendentes diretos (Aves e Mammalia) são excluídos do grupo.

RESUMO

Os répteis surgiram de ancestrais anfíbios, há aproximadamente 340 milhões de anos e encontram-se hoje distribuídos por quase todo o planeta, salvo as regiões muito frias. A classe Reptilia é representada por quatro ordens: Testudines, Rhyncocephalia, Squamata e Crocodylia. O grupo apresenta uma maior independência de ambientes úmidos por conta principalmente da queratinização do tegumento, que lhes confere certa impermeabilidade, e pelo ovo amniótico, mais resistente à perda de água. Testudines são representados pelas tartarugas terrestres, dulcícolas (lacustres) e marinhas, que são facilmente reconhecidas pela presença de uma carapaça. Rhyncocephalia aloca hoje as duas espécies de tuatara. Externamente, são parecidos com os lagartos, porém não apresentam órgão de cópula e abertura da orelha externa, os dentes são do tipo acrodontes e o crânio possui duas aberturas temporais bem evidentes. Os Squamata são tradicionalmente divididos em três sub-ordens: Amphisbaenia (cobras-de-duas-cabeças), Serpentes (cobras) e Lacertilia (lagartos). Uma característica que é comum a todos os Squamata é a presença de um hemipênis, órgão de cópula do grupo. As Amphisbaenia são animais de hábitos fossoriais, vivendo no interior de galerias que constroem comprimindo solo com movimentos da cabeça. A maioria dos lagartos possui quatro membros, pálpebras móveis e abertura da orelha externa evidente. Já as serpentes são organismos ápodos, não possuem ouvido externo, médio ou tímpano e os olhos são providos de pálpebras fixas. Crocodylia agrupa todos os jacarés, crocodilos, aligátores e o gavial. São animais adaptados ao ambiente aquático, apesar de realizarem caminhadas em terra.

ATIVIDADES

1. Elabore um quadro comparativo que permita você separar cada grupo de répteis estudado nesta aula.
2. No Brasil encontramos vários biomas com distintas características que de certo modo oferecem condições variadas aos organismos que ocorrem em cada local. Em Sergipe, por exemplo, temos áreas pertencentes aos biomas Caatinga e Mata Atlântica. Discorra sobre os répteis que ocorrem nestes dois biomas.

PRÓXIMA AULA

Na próxima aula estudaremos o segundo grupo dos Archosauria, as Aves. Serão abordados aspectos taxonômicos, comportamentais e ecológicos do grupo, além de algumas informações sobre a evolução das aves e do vôo.

AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo, verifique se realmente sabe reconhecer as principais características dos vários grupos de répteis.

REFERÊNCIAS

ALDERTON, D. Crocodiles & Alligators of the world. Blandford. New York. 1998.
BENTON, M. J. Paleontologia dos Vertebrados. Atneneu Editora. São Paulo. 2008.
Bérnils, R. S. (org.). Brazilian reptiles – List of species. Accessible at http://www.sbherpetologia.org.br/. Sociedade Brasileira de Herpetologia. 20.04.2010.
HILDEBRAND, M. & GOSLOW- JR, G.E. Análise da estrutura dos vertebrados. 2 ed. São Paulo, Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2006.
HÖFLING, E.; OLIVEIRA, A. M. S.; TRAJANO, E. & ROCHA, P. L. B. Chordata. São Paulo. Editora Universidade de São Paulo. 1995.
KARDONG, Kennet K. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 4 ed. Boston: McGraw-Hill, 2006.
POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. A vida dos vertebrados. 4 ed. São Paulo Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2008.
VITT, L.J. & CALDWELL, J.P. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 3 ed. Academic Press. San Diego, Califórnia. 2009.